ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 78

8

АВГУСТ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГ
1993

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера А. Е. Васильев

Зав. редакцией *Е. Б. Смирнова.* Технический редактор *О. Б. Мацылевич*
Корректоры *Н. И. Журавлева, Н. В. Малахова* и *Г. А. Самаковская*

Компьютерный набор и изготовление оригинал-макета
ГП «Слово»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел. 812 (213-35-59)

Сдано в набор 5.04.93. Подписано к печати 23.08.93. Формат 70×100 $^1/_{16}$.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 10,4.
Усл. кр.-отт. 10,9. Уч.-изд. л. 12,9. Тираж 1366. Тип. зак. 178. С 542.

Санкт-Петербургская издательская фирма ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 561 (212.3)

Н. Г. Прилепский

ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ТАЙГИ. К ИСТОРИИ ВОПРОСА

N. G. PRILEPSKY. THE PROBLEM OF THE TAIGA ORIGIN. ON THE HISTORY OF THE SUBJECT

Представлен краткий очерк истории развития взглядов на проблему происхождения тайги, в определенной степени являющийся продолжением изысканий А. И. Толмачева (1954) и Б. А. Юрцева (1972) по данному вопросу. Проанализированы основные работы отечественных и зарубежных авторов XIX—XX вв., в том числе новейшие исследования.

Настоящая публикация представляет собой краткий очерк истории развития взглядов на проблему происхождения тайги. Наша работа — далеко не первое исследование подобного рода. Достаточно упомянуть фундаментальный труд А. И. Толмачева «К истории возникновения и развития темнохвойной тайги» (1954), включавший в себя наряду с глубоким критическим анализом различных гипотез и ряд сведений по истории их формирования. Последующие авторы, обращавшиеся к проблеме происхождения тайги, имели возможность почерпнуть интересующую их информацию по истории вопроса из вышеупомянутой книги Толмачева и, как правило, в своих работах ограничивались лишь самой краткой исторической справкой.[1]

Однако к началу 70-х годов возникла необходимость в публикации новой сводки обзорного характера, в которой были бы учтены новейшие работы, увидевшие свет после 1954 г. Такое исследование было предпринято учеником А. И. Толмачева Б. А. Юрцевым (1972), являющимся одним из ведущих специалистов в области изучения вопроса о происхождении тайги в настоящее время. Отметим, что Юрцев в своей статье сознательно ограничился рассмотрением наиболее поздних (на тот период) публикаций, причем преимущественно иностранных (главным образом американских и канадских) авторов, полагая, что источником необходимых сведений о работах советских ученых 40-х—начала 50-х годов может служить указанная работа Толмачева.

В настоящей статье, в определенной степени являющейся продолжением изысканий Толмачева и Юрцева, мы берем на себя смелость не только охарактеризовать основную литературу, вышедшую после 1972 г., но и остановиться на более ранних исследованиях, в большинстве своем уже подвергнутых критическому анализу авторами вышеупомянутых сводок. Действительно, наша попытка рассмотреть развитие представлений о происхождении тайги в историческом аспекте едва ли окажется состоятельной, если не будут хотя бы вкратце охарактеризованы основные работы отечественных авторов 40—50-х годов (в которых собственно и были детально разработаны различные гипотезы происхождения таежных флоры и растительности), а также палеоботанические работы

[1] Впрочем, сам Толмачев полагал, что хронологически последовательное освещение истории вопроса выходит за рамки его исследования, и не претендовал на исчерпывающую характеристику взглядов различных авторов.

американских авторов 60-х годов, позволившие дать ответ на многие вопросы, поставленные их предшественниками в нашей стране. Мы не ставили перед собой цели учесть все существующие по данному вопросу публикации, а сосредоточились на рассмотрении лишь наиболее важных из них, в первую очередь имеющих концептуальное значение, а также тех, в которых точка зрения автора достаточно веско аргументирована и (или) проанализирована в сравнении с иными существующими взглядами на проблему.

По всей видимости, первыми исследователями, поставившими вопрос о происхождении таежного ландшафта, были наши выдающиеся соотечественники А. Н. Краснов, П. Н. Крылов и С. И. Коржинский. Краснов (1894, отчасти 1909), имевший возможность познакомиться с растительным миром не только нашей страны (Кавказ, Тянь-Шань, Алтай, Сахалин и др.), но и других регионов Земного шара (прежде всего Южной и Восточной Азии), был первым, кто указал на определенное сходство тайги и тропических горных лесов «пояса туманов» и высказал мысль о существовании горно-тропических связей у растений северных широт. По мнению ученого, корни современной флоры умеренного и холодного поясов нашей планеты следует искать в богатой тропической и субтропической флоре третичного времени.

П. Н. Крылов (1898) впервые поднял вопрос о возрасте таежного флористического комплекса. Обратив внимание на значительное участие вечнозеленых форм во флоре тайги (а также наличие довольно большого числа монотипных родов), он предположил, что многие таежные растения сформировались под влиянием иного климатического режима, господствовавшего на Земле в более отдаленные времена, и представляют собой остатки древней флоры, дошедшей до нас из третичного периода. Интересно, что Крылов признавал за таежными сообществами не меньшую, а, возможно, и бóльшую древность происхождения по сравнению с другими формациями, слагающими растительный покров нашей страны.[2] По его мнению, истоки таежной флоры следует искать в более ранних эпохах, «нежели плиоценовая, передавшая... нам по наследству... часть своей флоры в виде формации широколиственного леса» (Крылов, 1898 : 13). Последний вывод особенно важен в свете развернувшейся впоследствии дискуссии о соотношении возраста таежных и неморальных растительности и флоры.

Коржинский (1899) сделал предположение, что бореальная лесная область в послеледниковое время заселялась выходцами из южных горных районов, где в течение ледникового периода сохранялись остатки третичной лесной флоры. По мнению автора, эдификаторы сибирского хвойного леса распространялись преимущественно из алтайского (западномонгольского) центра, из которого вышли такие породы, как ель европейская, пихта сибирская, лиственница сибирская и кедр сибирский. Для лесных форм Дальнего Востока аналогичным центром распространения был маньчжурский (японско-китайский) центр, выходцами из которого являются лиственница даурская, ель аянская, пихта белокорая, кедр маньчжурский и кедровый стланик, а также ряд лиственных пород.[3] По мнению А. И. Толмачева (1943, 1954) и Е. М. Лавренко (1951), именно в работе

---

[2] Ученый подчеркивал, что все вышесказанное относится лишь к «фации хвойного леса», охватывающей темнохвойную тайгу, сосновые боры и сфагновые болота таежной зоны. Лиственничные леса П. Н. Крылов рассматривал как явление, значительно более молодое, считая их порождением четвертичного периода.

[3] Взгляды Коржинского в значительной мере разделял В. Л. Комаров (1934), полагавший, что центром послеледникового распространения сибирских ели, пихты, лиственницы, кедра и обыкновенной сосны были горные массивы Алтая и Саян, а даурская лиственница, связанная своим происхождением с лесами Корейско-Маньчжурской горной страны, распространялась именно оттуда. На предгорья Алтая и Саян как на вероятный центр распространения кедра в послеледниковое время указывал и В. А. Поварницын (1938, 1944), считавший, что кедровники существовали в этом районе со второй половины тертиера.

Коржинского следует искать истоки гипотезы горного (притом азиатского) происхождения таежного комплекса.[4]

Однако идеи, высказанные в трудах классиков, не получили должного развития в работах ученых последующих десятилетий и, более того, не послужили поводом для развертывания дискуссии по проблеме происхождения тайги. Как справедливо указывал Толмачев (1954), наиболее распространенным в ботанико-географической и палеоботанической литературе первой половины XX в. было представление о том, что охлаждение климата, происходившее в течение неогена, порождало смены растительности во времени, аналогичные наблюдаемым в настоящее время в пространстве в направлении с юга на север (смешанные леса—тайга—тундра). Предполагалось, что ранее всего предпосылки для формирования тайги должны были сложиться на крайнем севере, где соответствующее изменение климата произошло раньше, чем в более южных широтах.

По мнению сторонников этой гипотезы, тайга, образовавшись у полярных пределов суши, по мере дальнейшего похолодания постепенно распространялась к югу, последовательно вытесняя на все большем пространстве смешанные леса арктотретичного типа.[5] В то же время на крайнем севере прогрессировавшее изменение климата привело к разрушению самой тайги, уступившей место более молодому тундровому ландшафту. Становление таежного комплекса рассматривалось при этом как происходившее не ранее миоцена (по мнению некоторых авторов, в плиоцене). Мыслилось, что формирование тайги, а затем смещение ее к югу — процесс, одновременный во всех частях околополярного кольца суши независимо от их долготного положения (Толмачев, 1954). В отечественной литературе положения этой гипотезы использовали, в частности, Б. М. Козо-Полянский (1931), крупнейший советский палеоботаник А. Н. Криштофович (1936, 1946 и др.)[6] и В. В. Ревердатто (1940).

Несколько отличается от взглядов приверженцев гипотезы приполярного происхождения тайги точка зрения, сформулированная первоначально в работах зоологов о генезисе таежной фауны. П. П. Сушкин (1925), по-видимому, впервые высказал соображение о том, что родиной тайги следует считать древнюю Берингию (с прилегающими частями Азии и Америки). Это представление было развито в работах Б. К. Штегмана (1931 и др.), полагавшего, что центр формирования элементов таежной фауны и флоры со времен палеогена находился в области Берингии, откуда и происходила их экспансия в плейстоцене. Из ботаников взгляды, наиболее близкие к позиции Штегмана, высказывал крупный советский биолог А. С. Лазаренко (1935, 1938, 1939), но он указывал на гораздо более позднее время формирования темнохвойнотаежной флоры — плейстоцен.

Принципиальное значение для дискуссии по вопросу о происхождении тайги имела вышедшая в 1943 г. первая статья Толмачева. Заслуга ученого состоит не только в том, что он придал законченную форму идее горного происхождения таежных фитоценозов в достаточно отдаленную геологическую эпоху, но и в том, что он стимулировал выход целого ряда работ, в которых

---

[4] Требуется сделать существенную оговорку. Коржинский, рассматривая основные лесообразующие породы тайги в качестве представителей третичной лесной флоры, полагал, что тайга как тип растительности сформировалась лишь в четвертичном периоде. Основное внимание он уделил проблеме послеледникового распространения хвойных лесов и их эдификаторов, а возможная третичная история таежных растений в его работе не обсуждалась.

[5] Любопытно, что само представление о надвигании с севера на юг растительных комплексов, отвечающих по своему составу и строению все более низкому уровню температур (смещение зон), первоначально не было связано с обсуждением проблемы происхождения тайги, а дискутировалось в связи с проблемой расселения элементов арктотретичного флористического комплекса (Толмачев, 1954).

[6] Отметим, что Криштофович признавал существование тайги в северных широтах в миоценовое время (как, впрочем, и Ревердатто) и оттенял особую роль северо-востока Евразии в формировании таежного ландшафта. На северо-восток Азии как на вероятный центр происхождения современной сибирской лесной флоры указывал и Е. В. Вульф (1944).

или поддерживались, или опровергались положения его гипотезы. Как с удовлетворением мог констатировать сам Толмачев в своей следующей статье на эту тему (1949), «обсуждение проблемы тайги сдвинулось с мертвой точки»! Особое значение вышеупомянутым работам ученого придавало то обстоятельство, что он не ограничивался формулировкой собственной гипотезы (в то время считавшейся весьма спорной), а проводил глубокий критический анализ иных точек зрения.

Таким образом, настоящий размах дискуссия по проблеме происхождения тайги стала приобретать лишь в 40-х годах нашего столетия. Именно в это время окончательно оформились основные гипотезы происхождения таежной растительности и таежной зоны в целом. Наиболее полный критический обзор этих гипотез был дан Толмачевым в упоминавшейся выше фундаментальной работе «К истории...» (1954), и мы позволим себе воспользоваться некоторыми материалами из этой книги. По мнению автора, можно выделить несколько ключевых вопросов, которые по-разному решались в рамках различных гипотез. К таким узловым пунктам дискуссии Толмачев относил: а) признание тайги аллохтонным или автохтонным образованием по отношению к пространству, с которым связано ее существование в настоящее время; б) вопрос об абсолютной древности тайги как типа растительности и относительной древности ее в различных частях ныне занимаемой ею территории [особенно об относительной древности горной и равнинной (зональной) тайги]; в) вопрос об исторических (генетических) связях тайги с другими типами растительности, в частности со смешанными арктотретичными лесами.

По мнению Толмачева, основные положения гипотезы приполярного происхождения тайги сводятся к следующим пунктам: а) тайга является молодым образованием, ее возникновение и развитие связаны с эпохой деградации арктотретичных лесов; б) область первоначального формирования тайги находится за пределами современной таежной зоны; тайга по отношению к последней — явление аллохтонное; в) распространение тайги протекало в общем направлении с севера на юг; более северные части таежной зоны (за исключением территории, непосредственно подвергавшейся четвертичному оледенению) являются более древними как пространства таежные, а более южные — позднее занятыми тайгой; г) горная тайга районов, расположенных к югу от таежной зоны, является производной северной, зональной тайги.

Наиболее последовательным приверженцем гипотезы приполярного происхождения тайги был М. Г. Попов (1949, 1957), полагавший, что «все бореальные типы растительности зарождались и формировались... со времени палеогена... в высокой Арктике, вокруг северного полюса, из... аркто-третичной флоры, там произраставшей...» (Попов, 1957 : 22). По мнению ученого, непосредственным геоисторическим и одновременно филоценогенетическим предшественником тайги был дубово-грабово-буковый лес с примесью хвойных («пребореальный лес») — умеренно холодостойкий дериват арктотретичного леса. Вот как выглядит при этом предполагаемая последовательность событий (Попов, 1957 : 22): «В миоцене из аркто-третичной флоры родилась пребореальная и заняла место около полюса взамен оттесненной к югу... аркто-третичной флоры; при дальнейшем охлаждении в плиоцене пребореальная лесная флора в свою очередь дала начало таежной флоре и уступила ей место вокруг полюса, а сама была сдвинута к югу, в то зональное положение, которое перед тем занимала... аркто-третичная флора; эта же последняя в плиоцене была смещена еще более к югу. Наконец, во второй половине плиоцена таежная флора в свою очередь была отодвинута от полюса, и на ее месте там формировалась арктическая флора».

Попов считал родиной таежного леса Арктику между 70 и 85° с. ш.; в конце плиоцена полоса тайги должна была располагаться на 60—70° с. ш., по северному краю материка (в Европе — от Северной Скандинавии до Северного Урала), откуда и началось ее смещение в плейстоцене. В максимум оледенения, по

мысли автора, элементы таежного комплекса проникли до 40—44° с. ш. и даже южнее (в Гималаях — до 30—32° с. ш.).

В качестве модификации гипотезы приполярного происхождения тайги Толмачев (1954) рассматривал представление, связывавшее ее возникновение и развитие с древней сушей в области Берингова моря (с примыкающими к нему частями Азии и Америки), так называемой Берингией. В «берингийской» гипотезе предполагалась неодновременность развития таежных комплексов в различных частях Голарктики не только в широтном (как это мыслилось в рамках «приполярной» гипотезы), но и в долготном направлении. В «берингийской» гипотезе, несмотря на некоторое приближение пространства, рассматриваемого автором в качестве первоначальной области формирования тайги, к современной таежной зоне, сохранялось представление о тайге как об явлении аллохтонном по отношению к области современного ее распространения. В обеих гипотезах — и приполярного, и берингийского происхождения тайги — процессы развития таежного ландшафта трактовались в основном как история перемещения сложившихся комплексов с севера на юг и в обеих признавалась вторичность тайги южных горных районов по отношению к северной, зональной тайге (Толмачев, 1954).

Совершенно иной подход к вопросу о возникновении и развитии растительности таежного типа был предложен самим Толмачевым, разработавшим гипотезу горного происхождения тайги (прежде всего темнохвойной). При построении своей гипотезы Толмачев опирался на некоторые идеи, высказанные задолго до него в работах А. Н. Краснова, П. Н. Крылова и С. И. Коржинского (см. выше).

Кроме того, уместно вспомнить предположение О. Heer (1876) о том, что пихтовые леса уже в юрское (!) время покрывали цепи холмов в Восточной Сибири. На возможность существования пояса еловых лесов в горных системах Восточной Азии в юрском периоде на основании анализа данных О. Геера (1878) указывал Комаров (1908). Мысль о том, что бореальные хвойные леса возникли впервые в горных районах Азии (преимущественно в ее северо-восточной части) и оттуда распространились на равнины умеренных широт, содержалась в работах Лавренко (1938, 1946, 1951) (заметим, что в статьях 1938 и 1946 г. Лавренко относил начало формирования таежной флоры к весьма позднему времени — концу тертиера). А. А. Корчагин (1945) отмечал, что точка зрения о формировании темнохвойной тайги в горах мелового или даже юрского периода была высказана им еще в 1943 г. (практически одновременно с Толмачевым, но независимо от него). Однако, не принижая заслуг других ученых, подчеркнем, что представление о горном происхождении тайги получило подлинное развитие в работах Толмачева (1943, 1949, 1951, 1954).

В рамках этой гипотезы возникновение тайги рассматривалось как формирование определенного высотно-зонального типа растительности в горах умеренного пояса и приурочивалось к тому времени, когда равнины умеренного севера были заняты арктотретичными лесами (Толмачев допускал, что в зачатке темнохвойная тайга могла сложиться даже раньше периода развития растительности арктотретичного типа). В гипотезе предполагались значительная древность таежного биоценотического и флористического комплексов, длительное сосуществование тайги и смешанных лесов в пределах единой области. Конкретно такое предположение ученый высказывал в отношении востока Азии и запада Северной Америки, где обширные территории неравнинной суши существовали еще в позднем мезозое и в течение всего тертиера.

По мнению Толмачева, тайга, сложившись первоначально в горных условиях (в палеогене или даже ранее),[7] затем по мере разрушения третичных лесов под влиянием прогрессировавшего охлаждения климата переработалась в современную

[7] Поднимая вопрос о возможном составе растительности, являвшейся прародительницей лесов таежного типа, Толмачев (1951, 1954) указывал, что ею могли быть нетермофильные густые вечнозеленые, преимущественно горные леса, вероятно, образованные хвойными породами.

зональную тайгу более или менее одновременно на значительной части Евразии и Северной Америки. При этом природа южных горных «языков» тайги рассматривалась как более близкая к первичной, сохранившая больше древних черт, чем относительно молодая тайга собственно таежной зоны. Утверждая первичность горной тайги и вторичность зональной, автор гипотезы отвергал представление о постепенном распространении тайги с севера (из Арктики или Берингии) на юг и косвенно ставил под сомнение существование тайги в Арктике в качестве переходного звена между арктотретичной и современной тундровой растительностью [впрочем, в ранней своей работе (1943) Толмачев указывал на возможность развития тайги в третичное время в горных районах Арктики; см. далее].

Точку зрения А. И. Толмачева поддержали Е. М. Лавренко (1946, 1951), А. А. Корчагин (1945), Ю. А. Ливеровский (1946), Б. А. Тихомиров (1946), И. П. Герасимов (1951), Г. В. Крылов (1957), А. В. Куминова (1963), а также ряд более поздних авторов. Однако, признавая первичный характер тайги горных территорий, эти исследователи не были вполне единодушны в определении конкретного места возникновения и формирования таежных комплексов. Так, если Тихомиров и Г. В. Крылов [8] указывали на горы юга Сибири как на очаги развития и распространения тайги, то сам Толмачев говорил прежде всего о горных системах восточной окраины Азии (и запада Северной Америки),[9] а Лавренко наряду с горными территориями Восточной и Средней Сибири называл и северо-восток Евразии (подчеркивая особую роль этого региона в становлении таежных флоры и растительности). Позиция Лавренко в этом отношении приближалась к позиции сторонников «берингийской» гипотезы и имела несомненное сходство со взглядами Криштофовича (1936, 1946) и Вульфа (1944).

Заметим, что Криштофович в поздней своей работе (1958) не отрицал возможности возникновения таежных лесов на горных склонах, причем указывал, что это могло происходить как на севере, так и на юге. По-прежнему считая, что сплошной покров хвойных пород как зона сместился в Ангариду с севера, он отмечал, что этому способствовало спускание хвойных со склонов гор на равнины и в более южных районах.

Особое место среди гипотез о происхождении тайги занимала филоценогенетическая гипотеза, в которой утверждалось, что развитие тайги происходило в основном в пределах современной таежной зоны за счет дифференциации смешанных лесов арктотретичного типа под влиянием общего охлаждения климата.[10] Предполагалось, что из состава полидоминантных третичных лесов, имевших весьма сложное строение, должны были постепенно выпадать теплолюбивые породы, вследствие чего занимавшие до этого подчиненное положение более холодостойкие элементы могли образовывать простые, олиго(моно)доминантные сообщества. В филоценогенетической гипотезе тайга (и равнинная, и горная) рассматривалась как образование, автохтонное по отношению к области ее современного распространения, но отвергалась возможность ее сосуществования с арктотретичными смешанными лесами в дочетвертичное время, с наибольшей

---

[8] Крылов полагал, что пихтовая формация зародилась и сформировалась на наиболее древних низких горах Салаира и Кузнецкого Алатау, кедровая и лиственничная (*Larix sibirica* Ledeb.) — в пределах Алтае-Саянской горной системы, а сосновая — на территории Казахского мелкосопочника и в предгорьях Алтая и Саян.

[9] В первой из обсуждаемых здесь работ (1943) Толмачев отмечал, что темнохвойная тайга могла развиваться не только в горах умеренной Азии и Северной Америки, но и в горных районах Арктики. По мнению ученого, условия Восточной Сибири с прилегающими частями Центральной Азии были наиболее благоприятными для формирования тайги; на следующее место в этой схеме следовало поставить кордильерскую часть Северной Америки, в то время как Арктика могла служить местом развития отдельных очагов горно-таежной растительности лишь в ограниченной мере. В более поздних работах Толмачева (1954, 1964) существование таежных лесов в Арктике в третичное время ставится под сомнение.

[10] Отметим, что и в рамках «приполярной» гипотезы таежные флора и растительность в конечном счете выводились из арктотретичного флороценотического комплекса.

определенностью утверждалась молодость тайги — одинаково как ландшафтного, так и фитоценотического явления (Толмачев, 1954).

Весьма распространенным является мнение, что истоки филоценогенетической гипотезы применительно к темнохвойной растительности следует искать в работе Е. Н. Синской (1933) об эволюции растительного покрова Кавказа. Однако сама Синская, в целом отстаивавшая точку зрения о происхождении лесов Кавказа путем выделения консоциаций (сегрегаций) из состава полидоминантного третичного леса, сомневалась в том, что кавказские пихта и ель имели тесную генетическую связь с древними смешанными лесами.

Значительно более категорично высказывался в этом отношении А. И. Лесков (1943), выводивший пихтовые леса Кавказа (наряду с другими формациями хвойных и лиственных лесов Европы) из смешанного арктотретичного леса и, более того, рассматривавший все современные голарктические леса в качестве производных арктотретичного флористического и фитоценотического комплексов. Упомянем также точку зрения Поварницына (1944), полагавшего, что в неогене из первоначально однообразного третичного леса выработались обедненные типы современных северных лесов. Однообразие флоры и растительности третичной эпохи автор объяснял отсутствием высоких горных систем Евразии и Северной Америки, возникших, по его мнению, лишь во второй половине тертиера.[11]

Особенно отстаивали филоценогенетическую гипотезу происхождения тайги В. Б. Сочава (1944а,б, 1945, 1946)[12] и В. Н. Васильев (1944а,б, 1946, 1951, 1955, 1958), долгое время занимавшиеся изучением генезиса растительности Дальнего Востока. Вот что писал по интересующему нас вопросу Васильев (1955 : 746), полемизируя с Толмачевым: «Формация темнохвойной тайги имеет... и не горное, и не арктическое происхождение, — она при наступлении определенных климатических условий формировалась повсюду, где эти условия становились неблагоприятными для более сложных лесов, состоявших в значительной степени из теплолюбивых пород ... Представители семейств *Taxodiaceae, Taxaceae, Cupressaceae, Ginkgoaceae*, а также широколиственные породы начали постепенно вымирать. Бывшие в составе этих лесов более холодостойкие породы (елеподобные) ... постепенно занимали их места ... Понятно, что насаждения, целиком слагаемые темнохвойными породами, раньше всего появились в горах и на севере лесной зоны. Но отсюда ни в коем случае нельзя делать вывода о том, что эти насаждения спустились с гор или распространились с севера на юг и образовали зональную тайгу».

Сочава и в поздней (опубликованной посмертно) своей работе (1980) отмечал, что тайга как геосистема имеет более молодой возраст, чем многие ее компоненты,[13] причем зачатки ее органического мира следует искать в арктотретичном лесу. По его мнению, тайга в пределах современного своего ареала — детище антропогена. Подчеркивая, что гипотеза горного происхождения тайги не имеет универсального значения, Сочава указывает на вероятность формирования таежной растительности и в горах, и на равнинах. Ученый не исключал полностью и возможности возникновения таежных геомов в конце неогена на территории современной Арктики (1980). Кроме того, в его работах присутствует представление об относительно более раннем развитии древнеберингийской тайги (1944б, 1945, 1980).

---

[11] В то же время Поварницын указывал на возможность существования кедровых лесов еще в палеогене, когда они должны были занимать более северные широтные районы. После образования горных систем в неогеновое время кедровники, по мысли автора, стали заселять более высокие части гор.

[12] Проблема была затронута и в более ранней работе Сочавы (1930).

[13] Мысль о том, что тайга в современном ее обличии — явление сравнительно молодое, присутствует и у Толмачева (1951). Однако, признавая молодость тайги как зонального, ландшафтного явления, автор настаивает на глубоком архаизме основ ее ценотического строя, на консерватизме связей таежных растений с определенным комплексом условий среды.

Особо отметим, что и Васильев (1944б, 1946, 1951, 1956, 1958), и Сочава (1944б, 1946, 1980) в отличие от Толмачева, в значительной мере ограничившегося рассмотрением проблемы происхождения темнохвойно-таежного комплекса,[14] немалое внимание уделяли и вопросам генезиса светлохвойных лесов (прежде всего лиственничной тайги).[15] В целом филоценогенетическая гипотеза распространялась ими и на светлохвойную растительность, но Васильев считал, что лиственничные леса издревле могли занимать и особые местообитания, непригодные или малопригодные для существования растительности иного типа (болота, скалы, а также гари). Кроме того, ученый указывал на возможность первоначального развития светлохвойной тайги в пределах древней Берингии.

Примечательно, что дискуссия, развернувшаяся в 40—50-е годы по вопросу о происхождении тайги, велась преимущественно представителями ботанической географии. В значительной степени это объяснялось тем, что основой для построения различных гипотез служили сведения о современном характере распространения растений и растительных сообществ и современных условиях их существования, а палеоботанических данных, свидетельствующих в пользу той или иной точки зрения, в то время было еще слишком мало (хотя все участвовавшие в обсуждении стороны привлекали доступные им палеоботанические материалы для обоснования своих взглядов).[16] Как справедливо заметил Юрцев (1972), известное затухание дискуссии к 60-м годам объяснялось тем, что основные доводы ботанико-географов «за» и «против» были исчерпаны, а принципиально новые палеоботанические факты фундаментального значения еще не были известны.[17] Однако в последовавшее за этим десятилетие был опубликован целый ряд палеоботанических исследований, позволивших дать ответ на многие спорные вопросы о происхождении таежного комплекса.

Любопытную позицию по вопросу о происхождении тайги занимал крупный отечественный палеоботаник П. И. Дорофеев (1964, 1965, 1970 и др.). Во многом соглашаясь с точкой зрения Толмачева, он считал необходимым сделать ряд поправок. Во-первых, Дорофеев полагал, что отношения арктотретичной флоры и темнохвойных пород в прошлом были гораздо более тесными. По его мнению, темнохвойные первоначально были криптогенным элементом в составе арктотретичной флоры, но, проникнув в горные области сначала средних, а затем и южных широт, они смогли реализовать свои уже в какой-то степени ранее выработанные свойства и благодаря им стать значительной группой в растительном покрове. Во-вторых, не оспаривая тезиса о том, что горные страны были очагами формирования таежных флоры и растительности, он допускал, что эти явления могли аналогично происходить и на равнинах севера. Становление тайги как зонального типа растительности в пределах области современного ее распространения рассматривалось при этом как результат двух одновременно протекавших процессов — снижения горных поясов и смещения зон к югу на равнинах. В-третьих, ученый подчеркивал, что деградировала не только арктотретичная, но и темнохвойно-таежная флора. По его мнению, темнохвойные леса третичной эпохи были намного сложнее современных таежных сообществ и современная

---

[14] Проблема становления лиственничной тайги и сосновых лесов затронута Толмачевым в его статье 1943 г.

[15] Из публикаций других авторов, затрагивающих вопросы формирования светлохвойной тайги, упомянем исследования Б. П. Колесникова (1946), А. П. Хохрякова (1965), Б. А. Юрцева (1966а, 1968), Е. Г. Боброва (1972), Юрцева, Хохрякова (1975), а также целый ряд палеоботанических работ, выполненных в 60—70-е годы на северо-востоке СССР (см. далее). Мы не имеем возможности подробнее остановиться на этом вопросе и отсылаем читателя к указанным публикациям.

[16] В частности, Толмачев (1954) основывал свою позицию на уже имевшихся в то время данных о существовании темнохвойной тайги в миоцене в горах Восточной Сибири.

[17] Кроме того, Юрцев (1966б) указывал, что решение вопроса о происхождении таежной растительности было затруднено в связи с отсутствием специальных ботанико-географических монографий, посвященных темнохвойным лесам таких горных районов, как Карпаты, Фенноскандия, Кавказ, Урал, горы Южной Сибири, приохотские районы, горы Восточной Азии и т. д.

тайга европейско-сибирского типа весьма далека по своему составу от ранних темнохвойных формаций, развивавшихся по соседству с арктотретичными лесами (в менее категоричной форме это представление присутствует и в работах Толмачева). Положения, выдвинутые Дорофеевым, особенно интересны для нас по той причине, что их автором является не ботанико-географ, а специалист в области палеоботаники, имевший в своем распоряжении практически все палеоботанические материалы по данному вопросу, существовавшие в указанный период.

Из работ, опубликованных в 60-е годы, заслуживает внимания также статья Хохрякова (1965). Автор, развивая мысли, высказанные еще Красновым (1894, 1909), выдвигает предположение, что исходной формацией для темнохвойной тайги (так же как и для листопадных лесов умеренного пояса) были палеогеновые субтропические вечнозеленые леса из примитивных голо- и покрытосеменных с господством сережкоцветных и раналиевых. По мнению ученого, темнохвойные породы и леса, образуемые ими, выделялись из сложного комплекса древнетретичных лесов при одновременном продвижении последних на север и в верхние пояса гор (или при поднятии самих гор). Заметим, что формирование и светлохвойной, и темнохвойной тайги автор связывает с одними и теми же типами растительности.

Представляет интерес точка зрения Е. Н. Анановой (1966), основанная на результатах анализа неогеновых флор Русской равнины. По мнению автора, формирование таежных лесов как типа растительности происходило одновременно на больших пространствах; темнохвойные формации в пределах Русской равнины образовались автохтонно, но обеднение их элементами арктотретичного флористического комплекса происходило на севере раньше, чем в более южных районах. Сосновые леса эпохи миоцена с участием таксодиевых, покрытосеменных и постепенно возраставшей ролью темнохвойных рассматривались при этом в качестве переходного звена между смешанными лесами арктотретичного типа и темнохвойной тайгой. Отмечая недостаточность данных для окончательного решения вопроса о путях формирования таежной растительности (в первую очередь это касалось отсутствия сведений о неогеновых флорах севера Русской равнины, что не позволяло защищать или отвергать «приполярную» гипотезу), Ананова поставила под сомнение тезис Толмачева о горном происхождении тайги и указала на справедливость отдельных положений филоценогенетической гипотезы.

Особую роль в прояснении третичной истории таежных ценозов сыграли работы выдающегося американского палеоботаника D. Axelrod. Частично они уже были освещены в упоминавшейся выше статье Юрцева (1972), и мы дадим лишь самую краткую их характеристику. Axelrod проводил свои исследования в пределах западных штатов США, расположенных вдоль горной цепи Кордильер и тихоокеанского побережья (Айдахо, Невада, Калифорния, Орегон и др.). Предметом изучения были прежде всего эоценовые и миоценовые флоры горных поднятий, существовавших в указанном районе на протяжении всего третичного периода. На основании полученных данных ученым были составлены карты и схематические профили, отражающие характер высотной поясности на территории запада США в эоцене и миоцене.

Из опубликованных материалов со всей очевидностью следует, что по крайней мере с эоцена здесь существовали горные темнохвойные леса почти без примеси неморальных элементов («субальпийские леса»), образовывавшие самостоятельный высотный пояс выше пояса смешанных хвойно-широколиственных лесов (Axelrod, 1965, 1966a, b, 1968, 1976 и др.; Raven, Axelrod, 1978).[18] При этом

---

[18] Указаны работы, в которых приводятся сведения о темнохвойной растительности эпохи эоцена. Информация о горных темнохвойных лесах миоценового времени содержится в публикациях D. Axelrod (1956, 1964, 1965, 1967, 1968, 1976, 1980, 1985) и P. Raven, Axelrod (1978).

отмечалась значительная близость ископаемых хвойных к современным представителям родов *Abies, Picea, Pinus*, обитающим в лесах запада Северной Америки. Таким образом, прямое палеоботаническое подтверждение получил один из основных тезисов, отстаивавшихся Толмачевым: темнохвойные леса действительно существовали в виде особого пояса в горах умеренных широт уже в палеогене. Юрцев (1972), анализируя данные Axelrod, обращает особое внимание на тот факт, что флороценотический строй горно-таежных лесов запада США оказался весьма консервативным и сравнительно слабо изменился с конца эоцена.

Кроме работ Axelrod, следует остановиться на исследованиях еще одного американца — J. Wolfe (Wolfe, Leopold, 1967; Wolfe, 1969, 1972 и др.). Wolfe занимался изучением третичных флор северо-запада и запада Северной Америки (Аляска, Вашингтон, Орегон и др.) и пришел к выводу о том, что в среднем миоцене на Аляске леса, образованные темнохвойными породами, занимали возвышенные территории, в то время как к нижним высотным уровням были приурочены разнообразные хвойно-широколиственные леса неморального типа.[19] В позднем миоцене темнохвойные леса в этом регионе спустились на равнины и уже могли тянуться непрерывной полосой от Аляски через Британскую Колумбию (Канада) до горных поднятий штата Орегон.[20]

Юрцев (1972, 1974) на основании анализа работ Axelrod и Wolfe делает очень интересное предположение. Действительно, если эоценовые виды хвойных запада США являются близкими прототипами видов, ныне обитающих примерно в тех же районах, то встает вопрос: на какую геологическую эпоху пришелся период непрерывного расселения общих предков восточноазиатских и западноамериканских темнохвойных пород? Палеоген был временем тектонического покоя, выравнивания рельефа и общего потепления климата (палеоцен—средний эоцен), следовательно, в этот период горно-таежные комплексы не могли активно расселяться. С позднего же миоцена, когда таежные комплексы спустились на равнины в приберингийском секторе, видовой состав их по обоим берегам Тихого океана уже существенно различался. Юрцев делает предположение, что периодом становления и широкого расселения темнохвойно-таежного комплекса могла быть эпоха мезозойского орогенеза (в основном меловое время), когда и была заложена основа рельефа горных стран северо-востока Азии и северо-запада Северной Америки.

В 60—70-е годы интенсивные геологические, палеогеографические и палеоботанические исследования были предприняты на северо-востоке СССР (Баранова, Бискэ, 1964, 1968, 1979; Баранова и др., 1970; Бискэ и др., 1972; Муратова, 1973; Бискэ, 1975; Карташова, 1975, 1976; Бискэ, Баранова, 1976; Букс, 1976; Куренцова, 1976; Никитин, 1979; Челебаева и др., 1979; и др.). Было доказано существование пояса горной темнохвойной тайги на этой территории начиная по крайней мере с раннего миоцена (вероятнее, еще со второй половины олигоцена), в это же время равнинные пространства были покрыты смешанными лесами арктотретичного типа.[21] Примечательно, что уже в среднем миоцене (особенно на рубеже с поздним миоценом) оформился и ярус светлохвойных

---

[19] В более поздней работе (Wolfe, Tanai, 1980) высказывается мнение о том, что уже в конце раннего—начале среднего миоцена хвойные леса бореального типа имели на северо-западе Северной Америки собственную область распространения (весьма протяженную в долготном направлении) к северу от 64° с. ш., а южнее располагалась зона смешанных хвойно-широколиственных лесов. Кроме того, тсугово-еловые леса занимали прибрежные территории южной Аляски.

[20] Еще Криштофович (1957) полагал, что распространение тайги на юг из Аляски началось в миоцене.

[21] Существование темнохвойных лесов на территории Восточной Сибири в миоцене было установлено и в более ранних исследованиях (Покровская, 1954; Атлас..., 1956; и др.), причем распространение ели связывалось с расчлененностью рельефа, но в то время отсутствовали данные для северо-востока Евразии.

(преимущественно лиственничных) лесов, располагавшийся выше яруса, образованного темнохвойными породами.

В конце миоцена—начале плиоцена (более точная датировка этих событий у разных авторов несколько различается) таежные комплексы, спускаясь со склонов гор, становятся здесь зональным типом растительности (Баранова и др., 1970; Бискэ, 1975; Юрцев, Хохряков, 1975; Баранова, Бискэ, 1979; Фотьянова, 1986; и др.). По мнению Юрцева (1966а), зонально-таежные ландшафты утвердились на севере Восточной Сибири значительно раньше, чем в Западной Сибири и Европе.

В целом исследования советских и американских ученых по обоим берегам Берингова моря подтверждали представление Толмачева о характере становления и развития таежных ценозов в условиях гор, но при этом большинство перечисленных авторов (прежде всего отечественных) обращало внимание и на особую, если не исключительную (Букс, 1976, и др.), роль древней Берингии как вероятного центра формирования и расселения растительности таежного типа.

В палеоботанических работах 60—70-х годов дан ответ еще на один дискуссионный вопрос, поставленный ботанико-географами в середине столетия: существовала ли таежная растительность на территории третичной Арктики? С одной стороны, такое представление прямо вытекало из гипотезы приполярного происхождения тайги. С другой стороны, Толмачев (1954, 1964) полагал, что территория Арктики (прежде всего высокой Арктики — 75—80° с. ш.) вообще могла избежать таежной фазы.[22] Справедливости ради отметим, что, по мнению Толмачева, для окончательного разрешения вопроса требовалось заполнить разрыв, существовавший в палеоботанической летописи высокоширотных территорий и приходившийся на отрезок времени между палеогеном и поздним плейстоценом.

Палеоботанические исследования, проведенные на северо-востоке России и на Аляске, показали, что в этих районах, в том числе и на территории современных материковых тундр, в конце неогена господствовали хвойные леса. Особое значение имели работы, предпринятые на островах Канадского Арктического архипелага (Hills, Ogilvie, 1970, и др.), где в отложениях древней приморской высокоширотной низменности были обнаружены следы простиравшейся до этих широт (72—82° с. ш.) таежной зоны (подробнее см. Юрцев, 1972). Юрцев (1976) отмечал, что господство тайги как зонального комплекса у северной окраины берингийского шельфа могло утвердиться еще в среднем миоцене.[23] По его мнению (Юрцев, 1972), формирование таежного ландшафта на равнинах могло начаться в высоких широтах раньше, чем в умеренных, причем источником формирования равнинной тайги на севере, по-видимому, являлись горные темнохвойные леса высокоширотных территорий (Толмачев, 1943), возможно, столь же древние, как и горные темнохвойные леса умеренных широт.

Большое значение в решении спорных вопросов о происхождении таежной растительности имели работы, посвященные генезису темнохвойных лесов различных горных систем Евразии. А. Г. Долуханов (1964) на основании изучения темнохвойной растительности Кавказа поддержал точку зрения Толмачева относительно древности горной тайги и ее роли в формировании зонального таежного ландшафта, указав, что леса с участием ели и пихты произрастали в горах Кавказской зоны альпийской складчатой системы (наряду с весьма богатой и разнообразной третичной растительностью) начиная по крайней мере со среднего олигоцена. В более поздней работе (Долуханов, 1989) автор уточняет, что леса

[22] В более поздней работе (Толмачев, Юрцев, 1970) эта мысль высказывается в отношении Атлантической Арктики, а для Восточной Европы, Сибири, Канады, и особенно для прибрингийских районов, допускается возможность существования хвойных лесов в доледниковое время значительно севернее области их современного распространения. Кроме того, см. оговорку относительно ранней статьи Толмачева (см. сноску [9]).

[23] J. Wolfe, T. Tanai (1980) указывают на существование зоны хвойных лесов на Аляске к северу от 64 параллели в первой половине миоцена.

из ели и пихты могли располагаться несколько выше пояса лесов с доминированием таксодиевых и кипарисовых, но многие особенности темнохвойных лесов третичного времени и данные по истории их формирования (по-видимому, весьма длительной) вплоть до рубежа плиоцена и плейстоцена остаются пока неизвестными. Взгляды Толмачева на проблему происхождения тайги разделял и М. А. Голубец (1968, 1969, 1978), занимавшийся изучением темнохвойных лесов Карпат.

Особый интерес представляют работы С. В. Сябряй (Сябряй, 1980, 1986, 1992 и др.; Сябряй, Щекина, 1983), основанные на результатах палеоботанических исследований в пределах Карпатского региона. Автор приводит данные, свидетельствующие о значительной древности горно-таежного комплекса и автохтонном происхождении горной тайги Карпат (следует отметить, что позиции Голубца и Сябряй о происхождении горно-таежных лесов Карпат существенно различаются). Высказываясь в поддержку положения Толмачева о первичности горной тайги, Сябряй указывает на несостоятельность гипотезы о продвижении тайги в умеренные широты из Арктики.

Из недавних публикаций заслуживает внимания работа С. В. Гудошникова (1986), в которой обсуждается проблема происхождения черневой тайги горных систем Южной Сибири. По мнению автора, черневая тайга является дериватом арктотретичных хвойно-широколиственных и хвойных неморальных лесов, существовавших в тертиере в горах юга Сибири и располагавшихся ниже по профилю, чем темнохвойные моховые леса бореального типа. Не отрицая ограниченности флорогенетических связей между темнохвойной тайгой и неморальным широколиственным комплексом, являющимся прямым производным лесов арктотретичного типа (Толмачев, 1954), Гудошников указывает на совершенно особый путь развития черневой тайги и дает рациональное объяснение того обстоятельства, что сибирская пихта в составе этой формации «органически слилась с чуждым для темнохвойной тайги неморальным комплексом» (1986 : 138). Интересно, что взгляды Гудошникова в значительной мере перекликаются с идеями, высказанными Сочавой в его ранней работе «К фитосоциологии темнохвойного леса» (1930).

Резюмируя вышесказанное, можно констатировать, что в большей части исследований, проведенных в последние десятилетия, подтверждена блестящая догадка Толмачева о первоначальном возникновении растительности таежного типа в условиях гор в весьма отдаленную геологическую эпоху и последующем распространении тайги на равнины из горных очагов ее развития. Гипотеза горного происхождения тайги в настоящее время выглядит наиболее подкрепленной прямыми палеоботаническими доказательствами.

К этой схеме, однако, было сделано несколько существенных дополнений. Во-первых, показана роль древней Берингии как весьма вероятного центра (или одного из центров) формирования и распространения тайги, причем это представление вполне увязывается с рядом положений гипотезы горного происхождения таежной растительности (поскольку именно гористые местности берингийской суши были очагами наиболее раннего становления и развития тайги в этом регионе). Во-вторых, доказано существование таежных лесов на территории третичной Арктики, что в свое время подвергалось сомнению в рамках гипотезы Толмачева, но безоговорочно принималось сторонниками «приполярной» гипотезы.[24] Как отмечалось выше, эти данные позволили Юрцеву (1972) предположить, что Арктика была местом наиболее раннего формирования

---

[24] Представление о возможности возникновения таежных флоры и растительности в условиях севера в неогене на базе арктотретичного флороценотического комплекса присутствует и в сравнительно поздних работах [Бобров, 1970 (1971), 1972, 1978; Сочава, 1980]. Впрочем, Бобров (1978) указывает на возможность формирования таежной флоры одновременно и в горных областях более южных широт; позиция этого автора наиболее близка к точке зрения Дорофеева (1964, 1965, 1970).

равнинной тайги за счет горно-таежных лесов высокоширотных территорий (подчеркнем, что и это положение в современной его трактовке не столько вступает в противоречие со взглядами Толмачева, сколько дополняет их).

В заключение обзора отметим, что в истории возникновения, развития и распространения тайги еще достаточно белых пятен, которые могут быть устранены лишь в результате совместных усилий ботанико-географов, палеоботаников, палеогеографов, геологов и специалистов иных отраслей знания, способных сказать свое слово по этому интереснейшему вопросу в истории формирования растительного покрова Земного шара.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананова Е. Н. О генезисе степной и таежной зон Русской равнины // Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М.: Наука, 1966. С. 238—246. — *Атлас* миоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР // Матер. Всесоюз. н.-иссл. геол. ин-та. Нов. сер. Вып. 13. М.: Госгеолтехиздат, 1956. 461 с. — *Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф.* Северо-Восток СССР. М.: Наука, 1964. 290 с. — *Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф.* Основные черты палеогеографии кайнозоя Северо-Востока СССР // Кайнозой Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1968. С. 94—119. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. Вып. 38). — *Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф.* Палеоклиматы палеогена и неогена Северо-Восточной Азии // Континентальные третичные толщи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1979. С. 186—212. — *Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф., Кулькова И. А.* Основные этапы истории развития рельефа и растительности Северо-Востока СССР в палеогене и неогене // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. С. 457—466. — *Бискэ С. Ф.* Палеоген и неоген Крайнего Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1975. 263 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. Вып. 241). — *Бискэ С. Ф., Баранова Ю. П.* Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое // Берингия в кайнозое. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 121—128. — *Бискэ С. Ф., Баранова Ю. П., Дорт-Гольц Ю. Е.* Новые данные по фитостратиграфии миоцена северной части бассейна р. Анадырь и их палеогеографическая интерпретация // Географические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972. С. 153—177. — *Бобров Е. Г.* История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Нов. сист. высш. раст. 1970 (1971). Т. 7. С. 5—40. — *Бобров Е. Г.* История и систематика лиственниц. Л.: Наука, 1972. 95 с. (Комаровские чтения. XXV). — *Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с. — *Букс И. И.* Проблема Берингии и берингийская фратрия формаций бореального типа растительности // Берингия в кайнозое. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 182—187. — *Васильев В. Н.* О взаимоотношениях «маньчжурской» и «охотской» растительности и флоры // Бот. журн. 1944а. Т. 29. № 5. С. 161—170. — *Васильев В. Н.* Растительность северной части вулканического кольца Тихого океана // Изв. ВГО. 1944б. Т. 76. Вып. 5. С. 223—240. — *Васильев В. Н.* Закономерности процесса смен растительности // Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 365—406. — *Васильев В. Н.* Происхождение лиственничных лесов южного Приморья // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 4. С. 366—375. — *Васильев В. Н.* (Рец.) А. И. Толмачев. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 5. С. 743—747. — *Васильев В. Н.* Растительность Анадырского края. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 218 с. — *Васильев В. Н.* Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 361—457. — *Вульф Е. В.* Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 545 с. — *Геер О.* Юрская флора Иркутской губернии и Амурского края // Тр. Сибирской экспедиции Русск. геогр. о-ва. СПб., 1878. Т. 3. Вып. 2. (Цит. по: Комаров, 1908). — *Герасимов И. П.* Происхождение природы современных географических зон на территории СССР // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1951. № 2. С. 3—16. — *Голубец М. А.* Современная трактовка объема вида *Picea abies* (L.) Karst. и его внутривидовых таксонов // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 8. С. 1048—1062. — *Голубец М. А.* Еловые леса Украинских Карпат: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Львов, 1969. 33 с. — *Голубец М. А.* Ельники Украинских Карпат. Киев: Наукова думка, 1978. 263 с. — *Гудошников С. В.* Флора листостебельных мхов черневого подпояса южных гор Сибири и проблема происхождения черневой тайги. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1986. 187 с. — *Долуханов А. Г.* Темнохвойные леса Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1964. 126 с. — *Долуханов А. Г.* Лесная растительность Грузии.

Ч. 1. Тбилиси: Мецниереба, 1989. 237 с. (Растительность Грузии. Т. 1). — *Дорофеев П. И.* Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1964. 42 с. — *Дорофеев П. И.* О некоторых проблемах истории флоры // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 11. С. 1509—1522. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Урала. Л.: Наука, 1970. 65 с. — *Карташова Г. Г.* Флора и растительность палеогена и неогена Приморской низменности // Кайнозой Северо-Востока СССР. Межведомств. стратиграф. совещ. Тез. докл. Магадан, 1975. С. 43—46. — *Карташова Г. Г.* История растительного покрова низовьев рек Яны и Омолоя в кайнозое // Берингия в кайнозое. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 140—144. — *Козо-Полянский Б. М.* В стране живых ископаемых. М.: Учпедгиз, 1931. 184 с. — *Колесников Б. П.* К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales* Patschke // Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 321—364. — *Комаров В. Л.* Введение к флорам Китая и Монголии // Тр. С.-Петерб. бот. сада. Т. 29. Вып. 1. СПб.: Типо-лит. «Герольд», 1908. 179 с. — *Комаров В. Л.* Ботанико-географический очерк хвойных деревьев (*Gymnospermae*) СССР // Бюл. Тихоокеанск. комитета АН СССР. 1934. № 3. С. 17—19. — *Коржинский С. И.* Растительность [России] // Энцикл. словарь Ф. А. Брокгауза и И. А. Ефрона. СПб., 1899. Т. 27а. С. 42—49. — *Корчагин А. А.* Происхождение темнохвойных лесов Евразии // Науч. сессия. ЛГУ 1945 г. Тез. докл. по секции геогр. наук. Л., 1945. С. 13—15. — *Краснов А. Н.* Из поездки на Дальний Восток Азии // Землеведение. М., 1894. Кн. 2. С. 59—88; Кн. 3. С. 7—30. — *Краснов А. Н.* Курс землеведения. СПб.: Тип. Тренке и Фюсно, 1909. 989 с. — *Криштофович А. Н.* Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода // Сов. ботаника. 1936. Т. 4. № 3. С. 9—24. — *Криштофович А. Н.* Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 21—86. — *Криштофович А. Н.* Палеоботаника. 4-е изд. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с. — *Криштофович А. Н.* Происхождение флоры Ангарской суши // Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 7—41. — *Крылов Г. В.* Основные этапы истории формирования лесной растительности в Западной Сибири // II Делегатск. съезд ВБО. Тез. докл. Секция флоры и растит. 1. Л., 1957. Вып. 3. С. 27—30. — *Крылов П. Н.* Тайга с естественно-исторической точки зрения // Науч. очерки Томского края. Томск: Типо-лит. М. Н. Кононова и И. Ф. Скулимовского, 1898. С. 1—15. — *Куминова А. В.* Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 438—461. — *Куренцова Г. Э.* Значение Берингии в формировании флоры и растительности Сихотэ-Алиня // Берингия в кайнозое. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 177—181. — *Лавренко Е. М.* История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 235—296. — *Лавренко Е. М.* Основные черты развития флоры и растительности Севера Евразии (Палеарктики) в четвертичное время // Проблемы палеогеографии четвертичного периода. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 315—318. (Тр. Ин-та географии АН СССР. Вып. 37). — *Лавренко Е. М.* Возраст ботанических областей внетропической Евразии // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1951. № 2. С. 17—28. — *Лазаренко А. С.* Очерк бриофлоры заповедника Горно-таежной станции Академии наук СССР // Тр. Горно-таежной станции АН СССР. Владивосток, 1935. (Цит. по: Лазаренко, 1939). — *Лазаренко А. С.* Реликты в бриофлоре Дальнего Востока. Совещ. по истории флоры и растит. СССР // Сов. ботаника. 1938. Т. 6. № 2. С. 76—77. — *Лазаренко А. С.* Реликты в бриофлоре Советского Дальнего Востока // Президенту АН СССР академику В. Л. Комарову. Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 516—541. — *Лесков А. И.* Принципы естественной системы растительных ассоциаций // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 2. С. 37—51. — *Ливеровский Ю. А.* О ландшафте равнин южного Приморья и Приамурья и его генезисе // Проблемы физической географии. 1946. Т. 12. С. 47—60. — *Муратова М. В.* История развития растительности и климата юго-восточной Чукотки в неоген—плейстоцене. М.: Наука, 1973. 133 с. — *Никитин В. П.* Неогеновые флоры Северо-Востока СССР // Континентальные третичные толщи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1979. С. 130—149. — *Поварницын В. А.* Классификация и генезис кедровых лесов СССР: Тез. к дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1938. 4 с. — *Поварницын В. А.* Кедровые леса СССР. Красноярск, 1944. 218 с. — *Покровская И. М.* Основные этапы в развитии растительности на территории СССР в третичное время // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 2. С. 241—250. — *Попов М. Г.* Очерк растительности и флоры Карпат // Матер. к познанию фауны и флоры СССР. Отд. бот. Вып. 5 (13). М.: Изд-во МОИП, 1949. 302 с. — *Попов М. Г.* К вопросу о происхождении тайги // Сб. ст. по результатам иссл. в области лесного хозяйства и лесной промышленности в таежной зоне СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 19—28. —

Ревердатто В. В. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири // Сов. ботаника. 1940. Т. 8. № 2. С. 48—64. — *Синская Е. Н.* Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов // Бот. журн. 1933. Т. 18. № 5. С. 370—406; № 6. С. 487—515. — *Сочава В. Б.* К фитосоциологии темнохвойного леса // Журн. Русск. бот. о-ва. 1930. Т. 15. № 1-2. С. 7—41. — *Сочава В. Б.* О генезисе и фитоценологии аянского темнохвойного леса // Бот. журн. 1944а. Т. 29. № 5. С. 205—218. — *Сочава В. Б.* Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций // Сов. ботаника. 1944б. Т. 12. № 1. С. 3—18. — *Сочава В. Б.* Элементы растительного покрова северного Сихотэ-Алиня и их взаимоотношения // Сов. ботаника. 1945. Т. 13. № 1. С. 14—32. — *Сочава В. Б.* Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 283—320. — *Сочава В. Б.* Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 254 с. — *Сушкин П. П.* Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1925. Т. 34. С. 7—86. — *Сябряй С. В.* Новые данные о раннемиоценовой флоре и растительности Закарпатья // Матер. XI Конгр. КБГА. Стратиграфия. Киев, 1980. С. 201—205. — *Сябряй С. В.* Развитие флоры и растительности неогена Карпат (на примере Украинских Карпат): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1986. 53 с. — *Сябряй С. В.* Происхождение горно-таежных лесов Карпат // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 92—99. — *Сябряй С. В., Щекина Н. А.* История развития растительного покрова Украины в миоцене. Киев: Наукова думка, 1983. 168 с. — *Тихомиров Б. А.* Пути формирования растительного покрова арктической Евразии в четвертичном периоде // Сов. ботаника. 1946. Т. 14. № 5. С. 301—318. — *Толмачев А. И.* К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта // Сов. ботаника. 1943. Т. 11. № 4. С. 8—23. — *Толмачев А. И.* Еще несколько мыслей о происхождении тайги // Изв. ВГО. 1949. Т. 81. Вып. 1. С. 26—35. — *Толмачев А. И.* О некоторых архаичных чертах растений тайги, их экологической и исторической обусловленности // Памяти Порфирия Никитича Крылова в связи со столетием со дня рождения. Тр. Томск. гос. ун-та. Т. 116. Сер. биол. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1951. С. 163—172. — *Толмачев А. И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 155 с. — *Толмачев А. И.* Теоретические проблемы изучения флоры Арктики // Проблемы Севера. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 8. С. 5—18. — *Толмачев А. И., Юрцев Б. А.* История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. С. 87—100. — *Фотьянова Л. И.* Позднепалеогеновая—неогеновая флора Северной Пацифики: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. М., 1986. — *Хохряков А. П.* Археофиты и неморальный комплекс во флоре тайги // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 2. С. 240—244. — *Челебаева А. И., Синельникова В. Н., Егорова И. А., Лупикина Е. Г.* Миоценовая флора бухты Нагаева и некоторые вопросы корреляции континентальных отложений Камчатки и Северо-Востока СССР // Стратиграфия и флора континентального неогена Дальнего Востока. М.: Наука, 1979. С. 30—82. — *Штегман Б. К.* О происхождении орнитофауны тайги // ДАН СССР. 1931. Сер. А. № 13. С. 350—357. — *Юрцев Б. А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. XIX. М.; Л.: Наука, 1966а. 93 с. — *Юрцев Б. А.* Обсуждение перспектив разработки основных проблем истории флоры и растительности севера СССР. (Арктика, таежная зона, гольцы) // Бот. журн. 1966б. Т. 51. № 5. С. 763—769. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 235 с. — *Юрцев Б. А.* Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1455—1469. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 158 с. — *Юрцев Б. А.* Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез // Берингия в кайнозое. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 202—212. — *Юрцев Б. А., Хохряков А. П.* Анализ флоры Ольского плато (в связи с историей растительного покрова Колымского нагорья) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 120—133. — *Axelrod D. I.* Mio-Pliocene floras from west-central Nevada // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. Berkeley—Los Angeles: Univ. Calif. Press, 1956. Vol. 33. P. 1—322. — *Axelrod D. I.* The Miocene Trapper Creek flora of southern Idaho // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. Berkeley—Los Angeles: Univ. Calif. Press, 1964. Vol. 51. P. 1—180. — *Axelrod D. I.* A method for determining the altitudes of Tertiary floras // Palaeobotanist. Lucknow, 1965. Vol. 14. N 1-3. P. 144—171. — *Axelrod D. I.* Potassium-argon ages of some western Tertiary floras // Amer. J. Sci. 1966a. Vol. 264. N 7. P. 497—506. — *Axelrod D. I.* The Eocene Copper Basin flora of northeastern Nevada // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. Berkeley—Los Angeles: Univ. Calif. Press, 1966b. Vol. 59. P. 1—83. — *Axelrod D. I.* Geologic history of the Californian insular flora // Proc. Symp.

Biol. California Islands. Santa Barbara, 1967. P. 267—315. — *Axelrod D. I.* Tertiary floras and topographic history of the Snake River Basin, Idaho // Geol. Soc. Amer. Bull. 1968. Vol. 79. N 6. P. 713—734. — *Axelrod D. I.* History of the coniferous forests, California and Nevada // Univ. Calif. Publ. Botany. Berkeley etc.: Univ. Calif. Press, 1976. Vol. 70. P. 1—62. — *Axelrod D. I.* Contributions to the Neogene palaeobotany of Central California // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. Berkeley etc.: Univ. Calif. Press, 1980. Vol. 121. P. 1—212. — *Axelrod D. I.* Miocene floras from the Middlegate Basin, west-central Nevada // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. Berkeley—Los Angeles: Univ. Calif. Press, 1985. Vol. 129. P. 1—279. — *Heer O.* Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und des Amurlandes // Mem. l'Acad. Imper. Sci. St. Petersb. St. Petersburg, 1876. 7 ser. T. 22. N 12. P. 1—122. — *Hills L. V., Ogilvie R. T. Picea banksii* n. sp. Beaufort Formation (Tertiary), northwestern Banks Island, Arctic Canada // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48. N 3. P. 457—464. — *Raven P. H., Axelrod D. I.* Origin and relationships of the California flora // Univ. Calif. Publ. Botany. Berkeley etc.: Univ. Calif. Press, 1978. Vol. 72. P. 1—134. — *Wolfe J. A.* Neogene floristic and vegetational history of the Pacific Northwest // Madrono. 1969. Vol. 20. N 3. P. 83—110. — *Wolfe J. A.* An interpretation of Alaska Tertiary floras // Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America. Amsterdam etc.: Elsevier, 1972. P. 201—233. — *Wolfe J. A., Leopold E. B.* Neogene and early Quaternary vegetation of northwestern North America and northeastern Asia // The Bering Land Bridge. Stanford; California: Stanf. Univ. Press, 1967. P. 193—206. — *Wolfe J. A., Tanai T.* The Miocene Seldovia Point flora from the Kenai group, Alaska // U. S. Geol. Survey Profess. Paper. Washington, 1980. N 1105. P. 1—52.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 12 I 1993

SUMMARY

This paper is a brief essay on the history of the development of the views on the problem of taiga origin, it continues the investigations of A. I. Tolmatchev (1954) and B. A. Yurtzev (1972) in this subject. The main publications of the Russian and foreign authors of XIX—XX centuries including the latest ones were analysed.

УДК 581.524

В. Н. Второва

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭЛЕМЕНТНОГО СОСТАВА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *POPULUS, LYCIUM И TAMARIX* НА ЗАСОЛЕННЫХ ПОЧВАХ

V. N. VTOROVA. THE VARIABILITY OF THE ELEMENTAL COMPOSITION IN *POPULUS, LYCIUM* AND *TAMARIX* ON SALINE SOILS

Проведен анализ масштабов изменчивости элементного состава фотосинтезирующих органов 3 видов растений с различными механизмами солеустойчивости из лесных сообществ аридного региона разной степени деградации. В результате статистической обработки химизма листьев и с помощью ряда коэффициентов сравнения продемонстрирована определяющая роль микроэлементов в адаптации эдификатора сообщества — туранги к условиям засоления почв. Установлены пределы толерантности туранги и диапазон солеустойчивости гребенщика и дерезы.

Изменение уровня и степени засоления грунтовых вод в результате зарегулирования стока р. Вахш привело к снижению роли весенних паводков; в значительной степени из-под влияния пресных вод вышли обширные площади тугайной растительности заповедника «Тигровая балка», сформированной тополем сизолистным *Populus pruinosa* Schrenk., или турангой. Под влиянием этого фактора ускорился ход естественных процессов сукцессии пойменных лесов и по состоянию древостоя отчетливо выделились разные стадии деградации леса.

Основные задачи работы: а) оценка нормы и масштабов изменчивости концентраций химических элементов в листьях растений пойменного леса в условиях разной засоленности почв; б) сравнительный анализ ответной реакции туранги — эдификатора сообщества и кустарников — лициума, или дерезы русской *Lycium ruthenicum* Murr., и гребенщика, или тамариска (род *Tamarix*, виды не определены из-за отсутствия у исследованных растений генеративных органов), на усиление засоления почв.

Исследованные растения характеризуются различными физиологическими механизмами адаптации к засолению почв и по степени накопления минеральных веществ или солей в листьях входят в разные экологические группы. Туранга благодаря соленепроницаемым барьерам в корневой системе не накапливает больших количеств солей; дереза — типичный соленакопитель; представители рода *Tamarix* — солевыделители, удаляющие избыток солей с помощью специальных железок (гидатод).

О крупных масштабах процессов разрушительной и созидательной деятельности рек Амударьи и Вахш писал в 30-е годы известный ботаник Е. П. Коровин (1934), подробно анализируя различные стадии образования и сукцессии тугаев, называя их «кочующими лесами». Отмирание тугаев происходит под действием комплекса причин, главными из которых являются изменения минерализации грунтовых вод (МГВ), уровня грунтовых вод (УГВ) и влажности верхних слоев почвы в неблагоприятную для возобновления сторону. По достижении предельного для деревьев туранги возраста (30—40 лет) на их листьях появляются мно-

гочисленные галлы, и с момента загнивания сердцевины деревья теряют устойчивость.

Туранговые леса в заповеднике занимают в долине р. Вахш первую надпойменную террасу и имеют разное жизненное состояние в зависимости от рельефа местности, удаленности от русла реки, засоленности почв, МГВ и УГВ.

Удовлетворительные условия существования туранги связаны с МГВ до 10 г/л и УГВ 3.5—4 м; при МГВ выше 18 г/л деревья отмирают; в интервале этих значений снижается прирост деревьев по диаметру и высоте, главные побеги суховершинят, стволы поражаются сердцевинной гнилью, вегетативное возобновление ослабляется. Солеустойчивые кустарники дереза и гребенщик наиболее широко распространены при МГВ 22—40 г/л. Для туранги и кустарников здесь УГВ до 5 м не является лимитирующим фактором (Дроздова и др., 1987).

Методика работ

Туранговые леса в заповеднике «Тигровая балка» приурочены к первой надпойменной террасе р. Вахш и имеют разное жизненное состояние в зависимости от рельефа местности, удаленности от русла реки, засоленности почв, МГВ и УГВ. Исследования проводили на 4 пробных площадях (пр. пл.), представляющих собой разные стадии деградации древостоя: I и II — с удовлетворительным жизненным состоянием деревьев, III — с усыхающими деревьями, IV — с сухостойными. Гребенщик и дереза встречались на всех 4 пр. пл. фрагментарно, не образуя сплошных зарослей и заселяя преимущественно более засоленные участки почвы. УГВ понижается от I к IV пр. пл. примерно на 1 м (3.2—4.5), МГВ на I и II пр. пл. составила соответственно 8 и 10, на III — 12—18, на IV — 22 г/л, последнее значение МГВ является предельным для существования пойменного леса.

Сбор образцов листьев растений проводили в мае и октябре 1986 г. с одних и тех же деревьев и кустарников на каждой пр. пл. отдельно. Образцы туранги отбирали из средней части дерева с учетом экспозиции кроны (север, юг) в 13—15-кратной повторности; кроме этого, собирали опавшие и пожелтевшие перед опадением листья туранги. Кустарники представлены средними пробами от 10—20 экземпляров в зависимости от встречаемости растений в пределах каждой пр. пл. Отсутствие живых деревьев в пределах IV пр. пл. вынудило нас ограничить сбор образцов растений на химические анализы тремя пр. пл.

В образцах определяли содержание следующих элементов: N, P, K, Ca, Mg, Na, S, Fe, Sr, Cu, Zn, Mn, Li, Co, J и общую зольность. Перед измельчением в агатовой ступке образцы отмывали этанолом от эоловой пыли (10 мин механически перемешивали сухие листья с 96% C_2H_5OH в соотношении 1 : 100; возможную экстракцию элементов из листьев определяли с помощью химического анализа проб фильтрата). Анализы выполнены с параллельными определениями элементов в специализированных лабораториях Московской областной проектно-изыскательской станции химизации сельского хозяйства и Института минералогии, геохимии и кристаллохимии редкоземельных элементов Росгеокома. Выборочный контроль сходимости результатов проводился в соответствии с требованиями метрологии, гарантирующими с вероятностью $P = 0.95$ выбраковку данных с погрешностью, превышающей допуски, установленные ГОСТ. Содержание N, P, K определено в одной навеске растительного материала методом «мокрого» озоления, остальных элементов — в золе методом атомной абсорбции и спектральным анализом (AES-ICP, MAS).

При обработке базы данных химизма листьев туранги применяли пакет статистических программ Statgraphics. С его помощью рассчитаны статистические характеристики численных переменных, представленных концентрациями элементов в листьях, а с целью выявления масштабов изменчивости концентраций проведен кластерный и корреляционный анализы, анализ данных — методом

главных компонент. Нормальность распределения концентраций элементов в выборках элементного состава листьев туранги установлена с помощью показателей асимметрии и эксцесса (при последующем сравнении с их ошибками), достоверность коэффициентов проверена по критерию Стьюдента (Зайцев, 1984). Полученные результаты использованы для оценки репрезентативности выборки химизма образцов и обоснования применения функции нормального распределения к анализу базы данных. Подробнее примеры интерпретации результатов статистической обработки концентраций элементов в составе растений изложены в монографии Н. Д. Кожевниковой и В. Н. Второвой (1988).

Результаты исследования

Различиями в МГВ и УГВ определяется разная засоленность почв исследуемых участков; I и II пр. пл. имеют аллювиально-тугайные солончаковые почвы в комплексе с солончаковыми, приуроченными к понижениям (лощинам, микровпадинам); III и IV — тугайные солончаки (сухой остаток вытяжки из почв на участках I и II составил 1—2, на III — 13, на IV — 8%). Все почвы характеризуются хлоридно-сульфатно-натриевым типом засоления.

Зоной наиболее активного засоления является III пр. пл. с наибольшей аккумуляцией солей в верхнем почвенном горизонте; на IV пр. пл. максимум солей расположен на глубине 10 см от поверхности, что указывает на начавшийся процесс рассоления. С возрастанием засоления в почвах III и IV участков увеличиваются содержание органического вещества и концентрация обменных Ca и Mg. При валовом анализе почв выявлено достоверное увеличение содержания только Li, Cu, Na на IV и K — на II пр. пл.

Различия почв по содержанию обменных Na, P, K и pH по концентрациям Zn, Mn, Ca, Mg недостоверны (Vtorova et al., 1993).

Согласно результатам химического анализа листьев туранги и кустарников, наблюдаются существенные изменения концентраций элементов от весны к осени и их возрастание по мере усиления засоления почв (табл. 1).

Изменчивость элементного состава листьев туранги

Метод главных компонент позволил через проецирование химического состава листьев туранги в координатах первых двух компонент, которые «вбирают в себя» наибольшее варьирование концентраций элементов, определить эти элементы и выделить менее засоленную I пр. пл. как местообитание с наименьшей изменчивостью химического состава фотосинтезирующих органов деревьев (рис. 1).

Суммарная нагрузка на три первые компоненты составляет весной — 65, осенью — 70%, причем в менее засоленных пр. пл. она на 2—5% выше. Первая главная компонента составляет до 43% от общего варьирования выборки, вторая и третья — 11—17%, причем весной на 3—5% меньше, чем осенью.

Первая компонента определяется изменчивостью концентраций Zn (весной — дополнительно Mg, осенью — P), вторая компонента — Mg и Fe (весной — еще Mn, осенью — Ca), третья — Cu (весной — K, Li, осенью — Na, N).

Сезонная стабильность в формировании главных компонент из микроэлементов (Zn, Cu, Mn, Fe, Li) и сезонные замещения в парах у макроэлементов (преимущественно щелочных и щелочно-земельных элементов: K на Na, Mg на Ca) по-разному характеризуют роль исследованных элементов в жизни туранги на засоленных почвах.

Сбалансированность химического состава живых организмов — основное условие их нормального роста и развития. Однако при помощи коэффициентов

ТАБЛИЦА 1

Содержание химических элементов в листьях туранги, гребенщика и дерезы весной и осенью и их варьирование (под чертой — коэффициент вариации, %)

Растения	Пробные площади	Весна													
		%								мг/кг					
		сырая зола	N	P	K	Ca	Mg	Na	S	Fe	Sr	Cu	Zn	Mn	Li
Туранга	I	7.96/16	1.39/13	0.08/27	1.38/27	1.40/23	0.40/17	0.31/18	0.70/14	240/24	220/25	8/24	59/30	36/30	3/26
	II	9.17/5	1.55/17	0.10/37	1.55/8	1.54/9	0.40/10	0.33/25	0.60/23	190/21	250/15	8/8	70/14	78/8	2/25
	III	10.81/6	1.60/11	0.12/30	1.59/19	1.75/17	0.34/9	0.81/30	0.83/25	340/15	280/14	1/14	140/26	111/14	3/12
Гребенщик	I	17.96	1.70	0.08	1.32	2.16	0.83	2.02	2.32	890	234	9	30	58	4
	II	18.56	1.52	0.10	1.22	2.38	0.81	1.79	2.06	720	204	6	35	67	4
	III	22.23	1.93	0.14	1.31	3.12	1.06	1.76	2.82	1040	206	9	37	82	5
Дереза	I	26.48	2.93	0.11	3.31	2.36	1.32	2.41	1.87	370	397	10	26	48	108
	II	23.74	2.24	0.11	3.61	2.36	1.64	2.90	1.24	590	332	17	40	52	190
	III	25.36	2.31	0.12	3.47	2.20	1.53	2.95	1.58	577	349	17	38	50	181

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Растения	Пробные площади	Осень													
		%								мг/кг					
		сырая зола	N	P	K	Ca	Mg	Na	Fe	Cu	Zn	Mn	Li	Co	J
Туранга	I	13.82/10	1.05/11	0.07/13	0.60/46	2.64/21	0.70/10	0.52/60	0.04/26	3/18	55/27	52/21	6/14	1	0.1
	I	14.18/7	1.12/8	0.08/8	0.41/29	3.18/14	0.60/14	0.74/28	0.03/13	4/10	60/15	98/12	4/19	2	0.1
	III	17.25/7	1.17/8	0.10/12	0.69/47	3.42/20	0.55/12	0.89/49	0.05/16	4/19	110/14	140/14	5/18	1	0.1
Гребенщик	I	39.58	1.05	0.06	0.79	4.73	1.49	5.62	0.32	6	24	127	9	0.8	0.2
	II	44.39	0.64	0.06	0.87	5.58	1.26	6.13	0.42	6	34	155	13	0.4	0.3
	III	51.32	1.14	0.06	0.73	5.94	1.49	4.36	0.48	4	26	159	11	1.4	0.4
Дереза	I	32.92	1.05	0.07	1.81	2.87	2.35	4.02	0.07	16	46	31	200	0.1	0.2
	II	34.16	1.30	0.07	2.14	3.39	2.23	4.27	0.11	11	40	48	100	0.4	0.1
	III	30.58	0.98	0.07	0.88	3.28	2.47	4.46	0.08	24	67	37	110	0.3	0.4

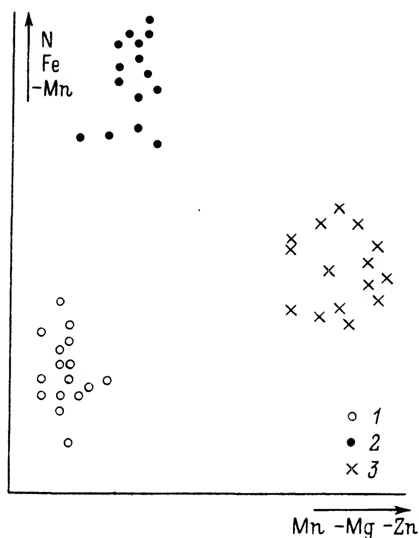


Рис. 1. Схема распределения образцов листьев туранги по данным анализа элементного состава методом главных компонент (по горизонтали — первая компонента, по вертикали — вторая).

Стрелками показано направление увеличения концентраций элементов, «—» — уменьшения концентраций. Пробные площади: *1* — I, *2* — II, *3* — III.

корреляции между концентрациями элементов (значимость *r* определена по ее ошибке) в листьях туранги обнаружены все известные типы их взаимодействия (рис. 2). Весной и осенью корреляционные матрицы концентраций элементов в составе листьев демонстрируют и синергические (положительные связи), и антагонистические (отрицательные), и нейтральные (аддитивные) взаимодействия, что, очевидно, обусловлено способностью одних ионов или стимулировать, или ингибировать поглощение других ионов, или не реагировать на него. Механизмы взаимодействия элементов в естественных условиях еще плохо изучены по сравнению с лабораторными экспериментами (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

Характер взаимодействий элементов в листьях туранги существенно различается как по сезонам года, так и по конкретным местообитаниям (рис. 2). Диапазон значений *r* колеблется от 0.3 до 0.9. Наибольшее число пар связей имеют микроэлементы (например, весной: Zn и Cu — по 8, Mn и Fe — по 7). Суммарно на долю Ca, Mg, Na, K приходится до 68% полученных корреляционных связей с другими элементами. Отрицательные связи в 2 раза чаще регистрируются осенью и в 2 раза чаще — на более засоленных почвах. Представление о формировании антагонистических отношений Ca, Mg, Na, K к поглощению и накоплению в листьях туранги ряда микроэлементов согласуется с данными (P вместо Na), полученными для растений на незасоленных почвах (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

В общей выборке элементного состава листьев (96 проб по 11 элементов в каждой) весной между концентрациями элементов устанавливаются только синергические (30 пар положительных связей), а осенью между третью из них — антагонистические отношения (10 пар отрицательных связей). Метаморфоз связей обусловлен, с одной стороны, различными физиологическими потребностями растений в элементах минерального питания и разной активностью метаболических процессов в течение вегетационного периода, с другой — избыточным накоплением в почве отдельных экотопов солей, которые ингибируют поглощение элементов питания растениями, а также осенней реутилизацией некоторых элементов.

В корреляционных матрицах из конкретных местообитаний наблюдается иная картина взаимодействия элементов. Уже весной в листьях туранги из более засоленных экотопов между концентрациями отдельных элементов возникают отрицательные связи, что свидетельствует об антагонистических отношениях между ними (рис. 2). Здесь наблюдаются избыточное накопление Na (II пр. пл.), Ca и Mg (III пр. пл.) и ослабленное поглощение Zn и Mn, при этом сила связи концентраций элементов увеличивается ($0.6 < r < 0.8$). По несбалансированности концентраций этих элементов в период максимальной активности метаболизма определяется работа механизмов адаптации растений к неблагоприятной внешней среде — тренд солеустойчивости туранги.

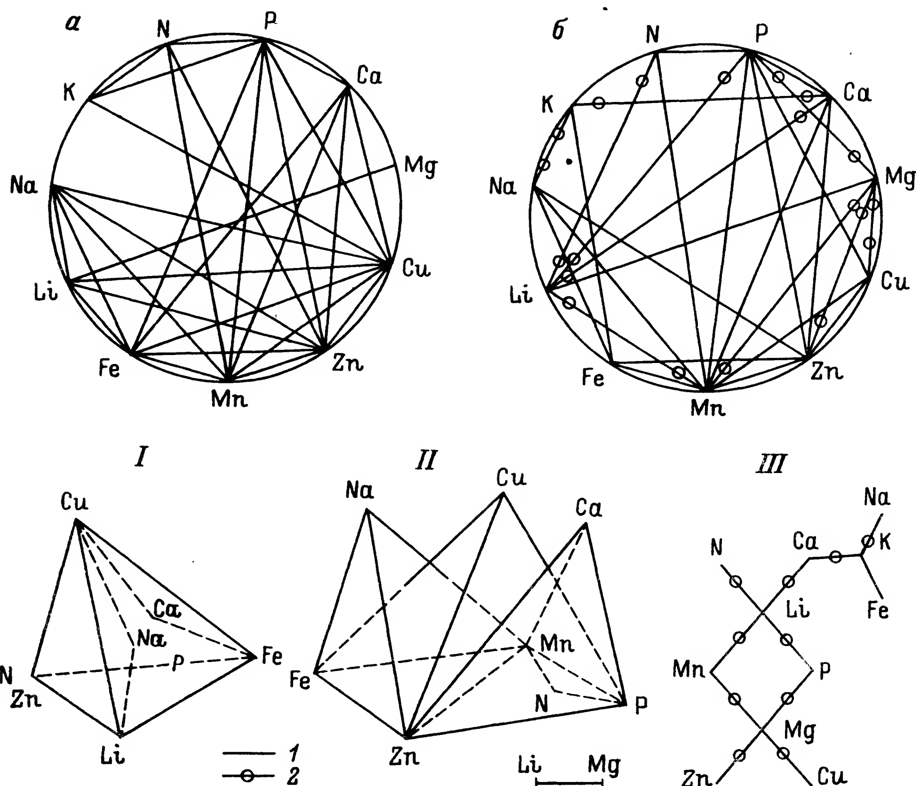


Рис. 2. Схемы корреляционных связей между концентрациями химических элементов в листьях туранги (общая выборка).

а — весна, *б* — осень; плеяды химических элементов: *I* — характерные только для весны, *II* — общие для весны и осени, *III* — характерные только для осени. Связи между концентрациями элементов: *1* — положительные (синергизм), *2* — отрицательные (антагонизм).

Кластерный анализ значений концентраций элементов в листьях туранги показал (рис. 3), что определяющими моментами в разделении общей выборки образцов на классы (кластеры) с идентичными, достоверно не различающимися значениями концентраций явились факторы времени (сезонные различия: весенние пробы резко отличаются от осенних) и условия экотопа (степень засоления почв и грунтовых вод). В ходе анализа установлено, что различия в химизме образцов в зависимости от экспозиции кроны дерева (север, юг) и расположения листьев по вертикали кроны дерева недостоверны.

Первый фактор — сезон года — обнаруживается на верхнем уровне иерархии элементного состава листьев туранги (*I* и *II* классы). Он формируется из достоверных различий ($P = 0.999$) концентраций 9 из 11 элементов: Cu ($t = 16$), Ca и Mg (по 14), K (13), N и Li (по 11), Fe (8), Na (5), Mn ($t = 3$). Содержания только P и Zn весной и осенью достоверно не различаются.

Второй фактор — засоление почв — выявляется на следующих уровнях иерархии химизма листьев и определяется весной по различиям концентраций Zn, Mn, Fe, Cu, Na, Ca, а осенью — только первых 3 элементов. Экотопы I и II пр. пл., характеризующиеся более благоприятными условиями для жизни древостоев, достоверно различаются на 3-м уровне иерархии элементного состава листьев по концентрациям лишь 3 элементов — Mn ($t = 9$), Li (8), P (5). Содержание P и Mn ниже, а Li — выше на I пр. пл., чем на II. При этом повышенное содержание Li в листьях на I пр. пл. лишь отчасти обусловлено корреляцией с

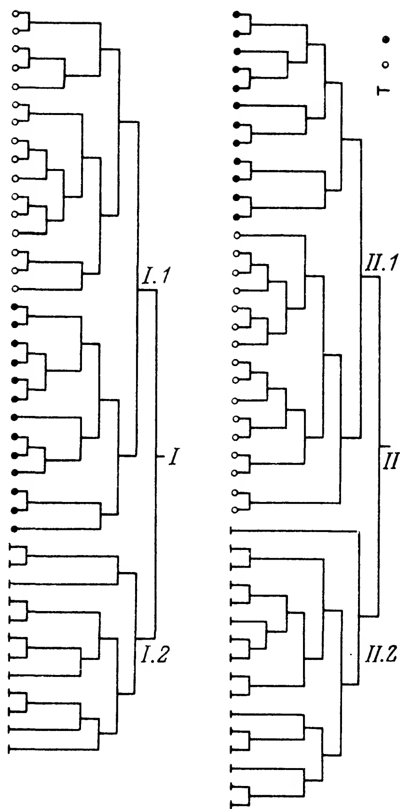


Рис. 3. Схемы разделения образцов листьев туранги по результатам кластерного анализа.

Классы: *I* — весна, *II* — осень. Образцы листьев с деревьев: *а* — с I пр. пл., *б* — со II пр. пл., *в* — с III пр. пл. Формирование *I* и *II* классов определяется различиями концентраций N, K, Ca, Mg, Cu, Na, Fe, Mn; *I.1* и *I.2* — Ca, Cu, Na, Fe, Mn, Zn; *II.1* и *II.2* — Fe, Mn, Zn.

запасами Ca и Mg в почве, небольшое увеличение которых здесь зарегистрировано. Мы полагаем, что концентрации этого сильного щелочного металла отражают некоторые нарушения в избирательном поглотительном комплексе корневой системы самой туранги (у кустарников подобного увеличения содержания Li не установлено). Таким образом, Li выступает в качестве индикатора скрытой стадии деградации древостоя, поскольку статистически достоверно доказаны различия его концентраций на I и II пр. пл.

Сравнение элементного состава листьев туранги и кустарников

Геохимический фон района исследований соответствует параметрам стронциевой биогеохимической провинции Южного Таджикистана вне ореола первичного накопления Sr (Ковальский, 1974). Содержание Sr в исследованных растениях примерно в 15 раз превышает кларковое значение, и отношение Ca/Sr, обычно равное 150 (Засорина, Баситова, 1969), в заповеднике, по нашим данным, в среднем составляет 60 (64 на менее засоленных участках).

В связи с высоким содержанием Li в составе листьев дерезы подтверждается ее принадлежность к литиевой флоре, к которой относятся все виды семейства пасленовых (Виноградов, 1952). Максимальные концентрации Li в *Lycium ruthenicum* и *L. depressum* Stocks (также обитающем в Южном Таджикистане) составляют в золе до 0.42% (Риш, Ездакова, 1960). По нашим данным, в листьях *L. ruthenicum* содержание Li ниже, до 0.09% (в золе), но и эта величина оказалась на порядок выше, чем в листьях туранги или гребенщика.

В оценке различий химизма видов растений с разными механизмами адаптации к засолению почв и ответной реакции на усиление воздействия этого фактора использован ряд коэффициентов.

Коэффициент биологического поглощения (КБП) представлен отношением содержания химического элемента в золе растений к валовому содержанию его в почве (табл. 2). Значения КБП в образцах колеблются по отдельным элементам от 0.1 до 9, кроме Li в составе листьев дерезы (КБП достиг 31.4). Этот интервал охватывает 3 уровня шкалы классификации КБП (Ковалевский, 1969) — интенсивного поглощения (3—30), среднего (0.3—3) и слабого (0.03—0.3). Таким образом, роль основного фактора в миграционных процессах исследуемого ландшафта отводится биогенной миграции элементов на уровне «интенсивного поглощения»: этими элементами оказались весной — K и Cu, осенью — Na и Zn. Роль второстепенного фактора принадлежит ослабленной биогенной миграции элементов «среднего» уровня поглощения. Перестановка

ТАБЛИЦА 2

Ряды биологического поглощения химических элементов растениями с разными механизмами солеустойчивости

Растения	Сезон года	Пробные площади	Биологическое поглощение элементов		
			интенсивное	среднее	слабое
Туранга	Весна	I	K > Cu >	Na > Mg > Ca > Li >	Mn > Zn > Fe
		II	K > Cu >	Na > Mg > Ca > Mn > Li >	Zn > Fe
		III	K > Cu >	Na > Ca > Mg > Mn > Zn >	Li > Fe
	Осень	I	Zn > Na > K > Mn >	Ca > Li > Cu >	Mn > Fe
		II	Zn > Na > Ca >	K > Mg > Cu > Mn >	Li > Fe
		III	Zn > Na > K > Ca >	Mg > Mn >	Cu > Li > Fe
Дереза	Осень	I	Li > Na > K > Mg > Cu >	Zn >	Ca > Mn > Fe
		II	Li > Na > K > Mg > Cu >	Zn > Ca >	Mn > Fe
		III	Li > Na > K > Mg > Zn >	Cu > Mn > Ca >	Fe
Гребенщик	Осень	I	Na >	Mg > Ca > K > Li >	Cu > Mn > Zn > Fe
		II	Na >	Mg > K > Ca > Zn >	Li > Cu > Mn > Fe
		III	Na >	Mg > Ca > Zn > K >	Li > Mn > Cu > Fe

элементов в рядах КБП у разных видов растений в большей степени связана с сезонным ритмом развития особей и в меньшей — с засолением почв.

Видовая специфика химизма обусловила для одних растений наличие физиологического предела накопления и избирательности поглощения отдельных элементов (что в целом снижает значения КБП даже при сильном увеличении содержания элементов в почве), для других — отсутствие явных пределов накопления элементов (что соответственно повышает значения КБП). Соленакопитель дереза отличается от туранги и гребенщика в условиях слабого засоления почв накоплением Li, K, Mg, в условиях сильного засоления — еще и Cu. Можно констатировать, что поглощение всего набора представленных элементов происходит под контролем биологического объекта, и полагать, что исследованные виды растений в целом адаптированы к избытку солей в почве.

К о э ф ф и ц и е н т   о т н о с и т е л ь н о г о   с о д е р ж а н и я химического элемента в образцах разных видов растений (КОС) вычислен для осенних проб по отношению содержания элемента в золе листьев изучаемого вида к тому же показателю эталонного вида, произрастающего в сопоставимых условиях (КОС в основном соответствует ОСВР; по: Ковалевский, 1969). В качестве эталона были взяты концентрации элемента в листьях туранги на I пр. пл. Результаты расчетов представлены в табл. 3. Исследованные виды растений по значениям КОС одновременно включаются в группы концентраторов и деконцентраторов элементов. Более представителен набор образцов (по 9) в группе «слабых», чем в группе «умеренных» (1 образец в концентраторах и 4 — в деконцентраторах). К слабым концентраторам относятся образцы, характеризующиеся увеличением содержания Li, Cu, Na, K, Fe в 2.5—4 раза, к умеренным деконцентраторам — образцы с уменьшением содержания Cu, Mn, Na, K, Zn, Ca в 4—25 раз. Из 280 обнаруженных значений КОС 62% указывали на деконцентрирование элементов в кустарниках по сравнению с турангой и 38% — на концентрирование элементов. Лишь у четверти полученных значений КОС отразилась специфичность отношений содержания элементов в золе растений и в почве. На опавших листьях туранги, как и на контрольных образцах пыли с них (отмытых спиртом), установлены увеличение концентраций Cu, Fe и уменьшение Li, K,

ТАБЛИЦА 3

Относительное содержание химических элементов в растениях (КОС) дерезы, гребенщика и туранги

Уровни и значения КОС (в скобках — доля от количества образцов, %)	Элемент	Образец	Пробные площади
Умеренные концентраторы 4.0—11 (16)	Li	Дереза (л)	I, II, III
Слабые концентраторы 2.5—4.0 (22)	Cu	Дереза (л), туранга (ч, л)	II
	Na	Дереза (л), гребенщик (л)	I, II, III
	K	Туранга (ч, л)	III
	Fe	Гребенщик (л), туранга (ч)	I, II, III
Слабые деконцентраторы 0.25—0.40 (36)	Cu	Гребенщик (л)	II, III
	Mn	Гребенщик (л)	III
		Туранга (ч, п)	II, III
	Na	Туранга (г)	III
	K	Гребенщик (л)	III
	Zn	Дереза (л), туранга (ч)	I, II, III
	Ca	Дереза (л)	I, II
Умеренные деконцентраторы 0.04—0.25 (26)	Mn	Дереза (л), гребенщик (л), туранга (ч)	I, II, III
	Zn	Гребенщик (л)	I, II, III

Примечание. Исследованные образцы: л — листья, ч — черешки листьев, г — галлы на листьях, п — опавшие листья туранги (подстилка).

Na. Последнее обстоятельство связано с активной как биогенной, так и абиогенной миграцией металлов щелочной группы в условиях аридного региона.

С помощью КОС по соотношению состава золы листьев растений и золы почвы установлено, что элементный состав листьев туранги от такового листьев кустарников отличается повышенными концентрациями Na (в дерезе — дополнительно Cu и Li, в гребенщике — Fe) и пониженными концентрациями Mn, Zn (в дерезе — еще Ca, в гребенщике — K, Cu).

Специальная мера видового и экологического разнообразия ρ также позволяет сравнить химический состав исследованных видов растений с разными механизмами адаптации к засолению. Использована формула (Василевич, 1969) количественного сравнения совокупности элементов N, P, K, Ca, Mg, Na, Fe:

$$\rho = \frac{\sum_{k=1}^{n} \left| a_k^{(1)} + a_k^{(2)} \right|}{\sum_{k=1}^{n} a_k^{(1)} + \sum_{k=1}^{n} a_k^{(2)}},$$

где $a_k^{(1)} + a_k^{(2)}$ — содержание определенного элемента в листьях одного вида растения, например, на I и II пр. пл.; $\sum_{k=1}^{n} a_k^{(1)}$ и $\sum_{k=1}^{n} a_k^{(2)}$ — суммы содержания тех же элементов.

Значения меры тем выше, чем больше изменяются концентрации элементов в зависимости от сезона года и засоленности почв (табл. 4). У туранги и дерезы ρ колеблется в интервале 0.25—0.30, у гребенщика — 0.33—0.40, максимум приходится на более засоленные экотопы. Элементами, определяющими размер-

ТАБЛИЦА 4

Изменение экологических мер различия совокупности элементов N, P, K, Ca, Mg, Na, Fe в листьях туранги, гребенщика и дерезы по сезонам года и в условиях разного засоления почв

Сроки наблюдений, сезон года	Сравниваемые объекты			
	пробные площади	туранга и туранга	гребенщик и гребенщик	дереза и дереза
С весны до осени	I, I	0.25	0.38	0.27
	II, II	0.30	0.40	0.29
	III, III	0.25	0.33	0.30
Весна	I, II	0.05	0.05	0.05
	I, III	0.12	0.10	0.07
	II, III	0.07	0.09	0.09
		туранга и гребенщик	туранга и дереза	дереза и гребенщик
Весна	I, I	0.25	0.42	0.21
	II, II	0.25	0.38	0.22
	III, III	0.24	0.35	0.23
Осень	I, I	0.42	0.36	0.21
	II, II	0.40	0.33	0.21
	III, III	0.42	0.31	0.22

ность ρ, явились Ca у туранги, Ca, Na — у гребенщика, N, K, Mg, Na — у дерезы.

При сравнении видов растений с помощью ρ показано, что в лучших условиях произрастания различия в химизме листьев за сезон больше, чем в худших; по концентрациям Ca, Na туранга отличается от гребенщика, по Mg, Na, K — от дерезы; туранга весной имеет большую меру сходства с солевыделителем, а осенью — с соленакопителем.

Для всех видов растений установлено следующее: 1) изменения в элементном составе растений, обусловленные сезоном года, больше, чем изменения, связанные с экологическими условиями (засоление) произрастания (подтверждается результат кластерного анализа); 2) различия в химическом составе листьев растений из экотопов, наиболее контрастных по засолению почв, одинаково хорошо выражены весной и осенью, при этом химизм листьев любых видов растений является индикатором степени засоления почв.

Коэффициент оценки темпов реутилизации химических элементов (КОТР, %), также используемый для сравнения химизма разных видов растений, отражает степень удовлетворения потребности растений в элементах минерального питания и вычислен по формуле

$$(C_в - C_о) \cdot 100 / C_в,$$

где $C_в$ и $C_о$ — соответственно концентрации элемента весной и осенью (в пожелтевших листьях перед опадением). Чем хуже растение обеспечено данным элементом и чем выше в нем потребность, тем ниже значение коэффициента. У туранги и гребенщика установлена реутилизация N, P, K, Zn, Cu, у дерезы — N, P, K. Для деревьев с увеличением засоленности экотопа значения КОТР составили, %: N — 64, 36, 27; P — 50, 30, 25; K — 43, 48, 33; Zn — 7, 31, 32;

Cu — 62, 25, 10. Для дерезы в среднем по всем экотопам, %: N — 62, P — 35, K — 55; для гребенщика, %: N — 52, P — 41, K — 45, Zn — 13, Cu — 28.

Индикатором сходства видов по темпам реутилизации элементов на сильно засоленных почвах выступает K, индикатором различий — Zn. Кроме K, туранга имеет сходные тенденции с соленакопителем по изменению концентраций N и P, с солевыделителем — Cu. Между видами с хорошо развитыми механизмами адаптации к засолению почв различий больше (N, P, Cu, Zn), чем сходства (K).

Обсуждение результатов

При сравнении химизма растений разных экологических групп с помощью как статистических методов, так и ряда коэффициентов подтверждается высокая изменчивость концентраций химических элементов, и первое место среди них занимают микроэлементы. В кратком обзоре публикаций о физиологической роли микроэлементов в адаптации растений к условиям засоления почв, приведенном далее, подтверждается этот вывод. Реальные значения границы устойчивости туранги к засолению почв соответствуют данным элементного состава ее листьев на III пр. пл., поскольку за пределами данного экотопа жизнь турангового леса невозможна. Заслуживает внимания тот факт, что диапазон колебаний абсолютных значений содержания химических элементов в листьях растений на I и III пр. пл. невелик: различия макроэлементов составили 1.5—2 и микроэлементов — 3—4 раза.

Оценка норм содержания химических элементов в составе растений

Различия в уровне устойчивости растений к засолению почв формируются в ходе длительной эволюции видов и популяций в естественных условиях их местообитания. Они генетически детерминированы в виде определенной нормы реакции организмов на воздействие засоления, которая реализуется через механизмы адаптации растений к солевому стрессу на разных уровнях биологической организации, и чем выше уровень биологической иерархии, тем большее число адаптационных механизмов функционирует в ходе приспособления растений к засолению почвы (Удовенко, 1986).

В исследованиях по проблемам биологической роли химических элементов в жизни растений и животных, биогеохимии ландшафта, агрохимии, экологии и др. в той или иной мере затрагиваются вопросы оценки содержания элементов в живых организмах. За норму содержания приняты пределы концентраций элементов, способствующих осуществлению нормальной регуляции функций у организмов. Значения пороговых концентраций элементов (верхний — вредный избыток, нижний — недостаток, дефицит), в интервале которых заключена норма, являются важным фактором в определении пороговой чувствительности и адаптации видов растений к составу окружающей среды. Примерами практического использования норм содержания, биогенной миграции и циклов химических элементов являются биогеохимические модели регуляторных физиологических функций организмов в зависимости от условий окружающей среды и кривые толерантности отдельных видов растений, популяций (Ковальский, 1974; Лархер, 1978; Одум, 1986).

По существующим почвенным и растительным тестам нельзя удовлетворительно предсказать дефицит микроэлементов для сельскохозяйственных культур. Часто необходимые растениям концентрации микроэлементов близки к таким, которые уже оказывают вредное действие на метаболизм растений (Кабата-

Пендиас, Пендиас, 1989). Чтобы получить сравнимые результаты, которые можно было бы классифицировать по категориям «дефицит», «достаточность» и «избыток», методики взятия образцов для каждой экосистемы, целого растения или его части в одной и той же стадии развития должны быть стандартизированы, но это уже другой вопрос, который хорошо проработан немецкими специалистами (Markert, Lieth, 1985; Lieth, Markert, 1988; Markert, Klausmeyer, 1990).

Опубликованные материалы о пороговых концентрациях химических элементов в тканях листьев растений позволяют выработать ориентиры в оценке норм содержания отдельных элементов в растениях с разными механизмами солеустойчивости. Как видно из табл. 5, пределы концентраций элементов, указанные разными авторами, не совпадают. Причины несовпадений часто скрыты не только в методических погрешностях, возможных при сборе образцов или проведении химических анализов, но и в разной целенаправленности работ по накоплению или обобщению данных элементного состава растений. В публикациях одних авторов, решающих прикладные проблемы, связанные с максимальным выходом продукции и биомассы растений, приводятся только оптимальные концентрации

ТАБЛИЦА 5

Пределы концентрации элементов в листьях дерезы, гребенщика, туранги и нормы содержания элементов для других видов растений по литературным данным

Элемент	Сезон года	Растения			Литературные данные	
		туранга	гребенщик	дереза	1—4	
Концентрация элементов, мг/кг абс. сухого вещества					1	2
Cu	Весна	3—13	6—9	10—17	3—12	5—30
	Осень	3—5	6	11—24		
Zn	Весна	21—207	30—39	26—40	20—60	27—150
	Осень	33—148	21—34	38—67		
Li	Весна	1—4	4—5	109—190	3	3
	Осень	3—8	9—13	85—300		
Sr	Весна	109—328	200—234	332—397	До 600	15—675
J	Осень	0.01—0.2	0.2—0.4	0.1—0.4	0.07—1.2	1.1—9.0
Co	Осень	0.04—2.5	0.3—1.4	0.1—0.4	0.25—1.0	0.02—1.0
Mn	Весна	25—138	58—82	31—48	20—60	20—300
	Осень	37—158	124—159	48—52		
Fe	Весна	140—420	700—1540	370—420	50—100	18—1000
	Осень	270—910	3200—4800	690—1090		
Концентрация элементов, % абс. сухого вещества					3	4
N	Весна	1.4—1.6	1.3—1.7	2.2—2.9	0.7—7.5	1.6—3.3
	Осень	0.9—1.2	0.6—1.1	0.9—1.4		
P	Весна	0.08—0.1	0.04—0.1	0.06—0.1	0.04—0.09	0.12—0.6
	Осень	0.07—0.1	0.06	0.07		
K	Весна	1.4—1.6	1.2—1.7	1.6—3.3	0.1—9.0	0.7—3.0
	Осень	0.4—0.8	0.7—0.9	0.7—2.1		
Ca	Весна	1.4—1.8	2.2—3.1	2.0—2.4	0.01—5.7	0.36—1.0
	Осень	2.2—3.4	4.7—5.9	2.9—3.4		
Mg	Весна	0.3—0.4	0.8—1.1	1.3—1.6	0.03—2.5	0.1—0.4
	Осень	0.6—0.7	1.3—1.7	2.2—2.5		
Na	Весна	0.3—0.8	1.7—2.0	2.4—2.9	0.002—3.4	0.002—0.1
	Осень	0.5—1.1	4.4—6.4	4.0—4.5		
S	Весна	0.5—0.8	2.1—2.8	1.2—1.9	0.06—1.0	0.02—0.08

Примечание. Литературные источники: 1 — В. В. Ковальский (1974); 2 — А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас (1989); 3 — H. D. Chapman (1968); 4 — В. В. Церлинг (1978), П. Д. Крамер, Т. Т. Козловский (1983).

элементов, что значительно сужает диапазон встречающихся значений (Церлинг, 1978; Крамер, Козловский, 1983). В работах других авторов, наоборот, границы пороговых концентраций расширяются за счет изменчивости элементного состава растений конкретных местообитаний, а данные часто носят весьма общий и приближенный характер, сильно меняющийся для частных систем почва—растение (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). В работах третьих авторов четко определяются пределы чувствительности растений и отслеживаются миграционные потоки элементов в растениях и почвах с контролем по пищевым цепям животных (Ковальский, 1974).

При сравнении видно, что содержание макроэлементов в исследованных растениях совпадает с общими потребностями зеленых растений в элементах минерального питания, за исключением Na и S в составе гребенщика и дерезы, где они находятся в избытке. Концентрации микроэлементов Zn, Cu, Co, J, Fe, Mn, Li указывают на несоответствие нормам, приведенным в литературных источниках. Повышенное содержание Cu и Li в листьях дерезы, Zn и Co — в листьях туранги на более засоленных участках и специфичность соотношения концентраций отдельных элементов мы рассматриваем как адаптацию растений к изменившимся условиям среды.

В публикациях физиологов растений уделяется большое внимание изучению роли микроэлементов в жизни растений, раскрыты важнейшие аспекты участия их в процессах адаптации к засолению почв (Войнар, 1962; Школьник, 1974; Ильин, 1985; Удовенко, 1986; и др.). Известно, что на засоленных почвах Zn снимает явления солевой интоксикации и стабилизирует процессы первичной ассимиляции и биосинтез белка (Халилов, Кадыров, 1986). Дефицит Cu тормозит репродукцию растений, влияет на механизмы, определяющие устойчивость растений к заболеваниям, контролирует баланс влаги, влияя на проницаемость сосудов ксилемы (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Повышенные концентрации Mn в листьях растений снижают ингибирующее действие NaCl в поглощении элементов минерального питания и стабилизируют окислительно-восстановительные реакции фотосинтеза и дыхания (Третьяков, Салаткина, 1986). Отношение Mn/Fe, являющееся показателем железомарганцевого обмена, у туранги по мере повышения засоления почв составило соответственно весной (осенью) 0.12 (0.15), 0.26 (0.32), 0.30 (0.41). В то же время при исследовании в районах геохимических аномалий установлено (Скарлыгина-Уфимцева и др., 1980), что нормой отношения Mn/Fe для разных видов древесных пород в условиях оптимума развития являются значения 0.41—0.48 (у ольхи — 0.31—0.36). Известный физиологам антагонизм взаимоотношений Mn с Fe и установленные факты того, что как дефицит, так и оптимальное количество Mn препятствуют поглощению Fe растениями, приводят к мысли о том, что неадекватные отношения Mn/Fe в листьях туранги в заповеднике на I пр. пл. связаны с нарушением метаболизма этих элементов, а также свидетельствуют о снижении устойчивости особей к избытку солей в почве.

В заключение можно отметить, что обсуждаемые в работе данные элементного состава фотосинтезирующих органов растений только по отдельным макроэлементам удовлетворяют требованиям закона нормального распределения концентраций элементов (Кожевникова, Второва, 1988). Такое положение может быть связано как с чисто техническими причинами (доброкачественностью методик пробоподготовки и статистической надежностью аналитики), так и с разными типами взаимодействий между элементами, которые формируются при одновременном воздействии биотических и абиотических факторов, носящих преимущественно функциональный, а не статистический характер. Статистическая обработка данных элементного состава растений оказалась возможной после отбраковки неверных (с точки зрения исследователя) результатов аналитических измерений, которые минимизируют логические и практические погрешности.

ТАБЛИЦА 6

Вероятность совпадения концентраций элементов в составе листьев гребенщика и дерезы с содержанием этих же элементов в листьях туранги весной и осенью в разных условиях минерализации грунтовых вод и сообществе в целом

Растения	Пробные площади	Весна						Осень					
		N	P	Cu	Mn	K	Sr	N	P	Ca	Zn	Mn	K
Гребенщик	I	+	0.83	0.78	+	0.87	0.83	0.85	0.10	+	—	—	0.81
	II	0.92	0.70	—	0.44	0.34	0.82	—	—	+	—	0.76	0.90
	III	+	0.90	0.72	0.52	0.81	0.34	—	—	+	—	0.86	0.95
	Сообщество в целом	0.94	0.90	0.99	0.91	0.91	0.97	0.89	0.52	+	0.10	0.83	0.85
Дереза	I	+	0.91	+	—	+	+	0.84	0.85	0.84	0.80	0.30	+
	II	+	0.78	+	—	+	+	0.74	0.57	0.90	0.25	—	+
	III	+	0.70	+	—	+	+	—	0.38	0.94	—	—	0.80
	Сообщество в целом	+	0.92	+	0.76	+	+	0.98	0.75	0.98	0.74	0.48	0.81

Примечание. «+» — концентрация элементов сравниваемого растения больше максимальной концентрации данного элемента в листьях туранги; «—» — концентрация элементов сравниваемого растения меньше минимальной концентрации данного элемента в листьях туранги.

В рамках развития подходов экологического нормирования с одновременным выявлением видоспецифичности растений и характерных реакций организмов на усиление засоления почв по материалам из заповедника определена вероятность совпадения концентраций элементов в листьях растений с разными механизмами солеустойчивости. Расчеты выполнены с помощью значений функции f/x нормированного отклонения концентраций элементов в сравниваемых образцах (Зайцев, 1984). Эталоном сравнения являлись листья туранги (табл. 6). Вероятность совпадений концентраций 7 элементов с учетом засоления почв у туранги с гребенщиком составила 0.63 (весной — 0.80, осенью — 0.46), с дерезой — 0.46 (соответственно 0.24 и 0.68). Минимум совпадения концентраций элементов характерен для самых засоленных экотопов. Весной все виды растений имеют сходные концентрации P (вероятность 0.70—0.91), осенью — N (0.89—0.98) и K (0.81—0.95). Влияние фактора времени на изменчивость химического состава растений наиболее существенно, вероятность сходства видов растений с разными механизмами солеустойчивости на протяжении вегетационного периода изменяется в 2—2.5 раза.

Заключение

Значение внешнего воздействия в виде засоления почв на физиологические процессы потребления, накопления и реутилизации химических элементов у растений с разными механизмами адаптации имеет примерно равный масштаб с метаболическими процессами начала и окончания вегетации растений. Специфичность механизмов адаптации растений к засолению почв можно достоверно оценить лишь при условии одновременного сравнения весенних и осенних образцов.

Высокая чувствительность микроэлементов к изменению окружающей среды, показателем которой является широкое варьирование их концентраций в органах растений с разными механизмами солеустойчивости, указывает на возможность использования Zn, Cu, Mn, Fe, Li в качестве индикаторов состояния лесного сообщества. Кроме того, ранняя диагностика его состояния может быть успешно осуществлена с помощью оценки взаимосвязи концентраций элементов в составе

растений. Нарушение их в условиях сильного засоления почв обнаруживается уже весной в период активного формирования фитомассы и не характерно для оптимальных условий развития растений.

Процесс усиления засоления почв приводит к нарушению в листьях туранги физиологических барьеров поглощения и избыточного накопления элементов до концентраций, зафиксированных на III пр. пл., что сопровождается падением жизненности растений и полным прекращением генеративного и вегетативного размножения особей. В этих условиях растения обречены на гибель; примером реакции растительного сообщества на воздействие процесса усиливающегося засоления почв явилось полное усыхание древостоя на IV пр. пл.

Общее содержание элементов в листьях туранги наиболее засоленных местообитаний, равное весной 12, а осенью — 20%, и концентрации конкретных элементов, вызывающих засоление почв (Ca, Mg, S, Na и др.), принимаются для *Populus pruinosa* как верхние пороговые концентрации, или предел толерантности вида. У адаптированных к засолению почв растений общая зольность в 2 раза выше, чем у туранги (у дерезы весной — 26.5, осенью — 39.9%; у гребенщика — соответственно 22.7 и 44.4%).

Автор благодарит И. Ю. Губенко за помощь при сборе материала и обработке его на ЭВМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Виноградов А. П.* Основные закономерности в распределении микроэлементов между растениями и средой // Микроэлементы в жизни растений и животных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 5—23. — *Войнар А. И.* Микроэлементы в живой природе. М.: Высшая школа, 1962. 92 с. — *Дроздова Н. Н., Зацепин Т. С., Князьков В. И.* Основные закономерности изменения структуры растительного покрова поймы заповедника «Тигровая балка» // Влияние гидрологического режима на структуру и функционирование биогеоценозов. Тез. докл. Сыктывкар, 1987. Т. 2. С. 83—84. — *Зайцев Г. Н.* Математическая статистика в экспериментальной геоботанике. М.: Наука, 1984. 423 с. — *Засорина Е. Ф., Баситова С. М.* Содержание стронция в растениях стронциевой биогеохимической провинции Южного Таджикистана // Биогеохимия растений. Улан-Удэ: Бурятск. кн. изд-во, 1969. С. 43—49. — *Ильин В. Б.* Элементный химический состав растений. Новосибирск: Наука, 1985. 129 с. — *Кабата-Пендиас А., Пендиас Х.* Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с. — *Ковалевский А. Л.* О биогеохимических параметрах растений и некоторых особенностях изучения их // Биогеохимия растений. Улан-Удэ: Бурятск. кн. изд-во, 1969. С. 195—214. — *Ковальский В. В.* Геохимическая экология. М.: Наука, 1974. 300 с. — *Кожевникова Н. Д., Второва В. Н.* Биологический круговорот веществ в ельниках Северного Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1988. 239 с. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М.; Ташкент: САОГИЗ, 1934. 480 с. — *Крамер П. Д., Козловский Т. Т.* Физиология древесных растений. М.: Изд-во Лесная пром-ть, 1983. 458 с. — *Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 383 с. — *Одум Ю.* Экология. Т. 1. М.: Мир, 1986. 356 с. — *Риш М. А., Ездакова Л. А.* К вопросу о химической экологии дерезы русской // Тр. Биогеохим. лаб. М.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 11. С. 28—35. — *Скарлыгина-Уфимцева М. Д., Конова Н. И., Борисов А. В.* Биологические реакции растений в условиях Чиатурского марганцевого субрегиона биосферы // Тр. Биохим. лаб. М.: Наука, 1980. Т. 18. С. 142—154. — *Третьяков Г. И., Салаткина Г. И.* Влияние Mn на замедленную флуоресценцию хлоропластов в листьях риса при засолении // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений. Тез. докл. IV Всесоюз. симп. Ташкент: Фан, 1986. С. 24. — *Удовенко Г. В.* Проблемы солеустойчивости растений // Там же. С. 11. — *Халилов К., Кадыров Ю.* Влияние микроэлементов на содержание Zn, Cu, Co, J в различных органах хлопчатника при разной степени засоления почв // Там же. С. 50. — *Церлинг В. В.* Агрохимические основы динамики минерального питания сельскохозяйственных культур. М.: Наука, 1978. 215 с. — *Школьник М. Я.* Микроэлементы в жизни растений. Л.: Наука, 1974. 323 с. — *Chapman H. D.* Diagnostic criteria for plants and soils. Univ. Calif. Div. Agric. Sci. 1968. 28 p. — *Lieth H., Markert B.* The establishment of elemental concentration cadasters for ecosystems (ECCE) in

the different vegetation zones of the earth // Biol. Int. 1988. Vol. 16. P. 7—11. — *Markert B., Klausmeyer N.* Variations in the elemental composition of plants and computer aided sampling in ecosystems // Toxicolog. and Environment. Chem. 1990. Vol. 25. P. 201—212. — *Markert B., Lieth H.* Elementkonzentrationskadaster für einige Pflanzen in kontrastierenden Ökosystemen // Veröffentl. naturforsch. Ges. Emden. 1985. Bd 5. S. 27—56. — *Vtorova V. N., Kholopova L. B., Puzachenko Yu. G.* Tolerance range of *Populus pruinosa* on saline soils in South Tadjikistan // Towards the rational use of high salinity tolerant plants. Kluwer Acad. Publ., 1993. Vol. 2. P. 226—237.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова РАН
Москва

Получено 25 II 1992

SUMMARY

Three plant species with different mechanisms of salt tolerance from arid flood forests with various degrees of degradation were analysed to estimate the standard and the variability scales of chemical composition of their photosynthesizing organs. The results of statistical processing have shown that the trace-elements are of great importance in plant adaptation to soil salinity. The range of tolerance for *Populus pruinosa* as an edificator and for *Lycium ruthenicum* and *Tamarix* sp. was determined.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.293 : 581.9(571.511.8)

Ю. В. Котлов

ЛИШАЙНИКИ, СОБРАННЫЕ НА ПТИЧЬЕЙ КОЛОНИИ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ОСТРОВА БОЛЬШЕВИК (СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ)

Yu. V. KOTLOV. THE LICHENS COLLECTED ON THE BIRD'S COLONY IN THE NORTH-WESTERN PART OF BOLSHEVIK ISLAND (SEVERNAYA ZEMLYA)

На птичьей колонии, расположенной в северо-западной части о-ва Большевик (Северная Земля), собрано и определено 59 видов лишайников, из которых 2 вида (*Aspicilia lapponica* и *Lecidea recessa*) являются редкими и 1 вид (*Sarcogyne privigna*) — редким для Арктики.

Материалом для данной работы послужил гербарий лишайников, собранный автором статьи в 1992 г. в северо-западной части о-ва Большевик (Северная Земля) во время посещения птичьей колонии. Колония расположена в долине р. Останцовой в 3 км от устья (79°10′ с. ш. и 101°40′ в. д.) на отвесных береговых скалах.

Во время экскурсии было собрано около 150 образцов лишайников, определение которых проводилось по общепринятой методике. Изучалось анатомо-морфологическое строение таллома, апотециев и спор, проводились химические тесты (K, P, J, C и KC).

В приводимый далее список включено 59 видов лишайников с указанием субстрата обитания. Для некоторых видов приводятся анатомо-морфологические отличия от типовых образцов, особенности экологии и географического распространения в Голарктике.

Номенклатура дана в соответствии с работами R. Egan (1987) и R. Santesson (1984).

Образцы хранятся в гербарии лишайников лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН (LE).

Arctoparmelia centrifuga (L.) Hale — на камнях.
Aspicilia alboradiata (Magnusson) Oxner — на камнях.
A. lapponica (Zahlbr.) Oxner — на камнях. До настоящего момента был известен только для Кольского п-ова и Фенноскандии.
Brodoa oroarctica (Krog) Goward — на камнях.
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnef. — на почве, камнях.
Buellia coniops (Wahlenb. in Ach.) Th. Fr. — на камнях.
B. insignis (Naeg. ex Hepp) Th. Fr. — на отмерших мхах.
Candelariella vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. — на почве. Нитрофильный лишайник.
Carbonea vorticosa (Flörke) Hertel — на камнях.
Cetraria andrejevii Oxner — на почве.
C. cucullata (Bellardi) Ach. — на почве.
C. hepatizon (Ach.) Vainio — на камнях.

Cladonia cf. *macrophylla* (Schaerer) Stenh. — на почве. Развивается только первичный таллом, подеции отсутствуют.
Dactylina ramulosa (Hook.) Tuck. — на почве.
Hypogymnia subobscura (Vainio) Poelt — на мхах.
Lecanora atrosulphurea (Wahlenb.) Ach. — на камнях.
L. behringii Nyl. — на отмерших мхах.
L. intricata (Ach.) Ach. — на камнях.
L. polytropa (Hoffm.) Rabenh. — на камнях.
Lecidea confluens (Weber) Ach. — на камнях.
L. lactea Flörke ex Schaerer — на камнях. У некоторых образцов споры несколько шире (15 × 10 мкм), чем у типового образца.
L. lapicida (Ach.) Ach. — на камнях.
L. recessa Magnusson — на камнях. До настоящего времени был известен только для Фенноскандии.
L. tornoënsis Nyl. — на отмерших мхах, почве.
Lecidella stigmatea (Ach.) Hertel et Leuck. — на камнях.
Melanelia infumata (Nyl.) Essl. — на камнях, мхах. У всех образцов верхняя поверхность таллома представляет собой сплошную массу изидиев.
M. stygia (L.) Essl. — на камнях.
Micarea incrassata Hedl. — на отмерших мхах.
Parmelia omphalodes (L.) Ach. — на почве, мхах.
P. saxatilis (L.) Ach. — на камнях, мхах.
P. sulcata Taylor — на мхах.
Physcia dubia (Hoffm.) Lettau — на мхах. Нитрофильный вид.
P. caesia (Hoffm.) Fürnr. — на мхах. Нитрофильный вид.
P. phaea (Tuck.) Thomson — на почве. Бореально-неморальный лишайник с амфиатлантическим типом ареала.
Porpidia crustulata (Ach.) Sprengel — на камнях.
Pseudephebe minuscula (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw. — на камнях.
P. pubescens (L.) M. Choisy — на камнях.
Rhizocarpon badioatrum (Flörke ex Sprengel) Th. Fr. — на камнях.
R. disporum (Naeg. ex Hepp) Müll. Arg. — на камнях.
R. frigidum Räsänen — на камнях.
R. geographicum (L.) DC. — на камнях.
R. jemtlandicum (Malme) Malme — на камнях.
R. macrosporum Räsänen — на камнях.
R. saanaense Räsänen — на камнях.
R. simillimum (Anzi) Lettau — на камнях.
Rhizoplaca melanophthalma (DC. in Lahm. et DC.) Leuck. et Poelt. — на камнях. Нитрофильный вид.
Sarcogyne privigna (Ach.) Massal. — на камнях. Аридный, редкий для Арктики лишайник.
Sphaerophorus fragilis (L.) Pers. — на почве, отмерших мхах.
S. globosus (Huds.) Vainio — на камнях, почве.
Sporastatia testudinea (Ach.) Massal. — на камнях.
Stereocaulon alpinum Laurer ex Funck — на почве.
Thamnolia subuliformis (Ehrh.) Culb. — неприкрепленный, на почве, поверх отмерших и живых мхов.
Tremolecia atrata (Ach.) Hertel — на камнях.
Umbilicaria decussata (Vill.) Zahlbr. — на камнях.
U. hyperborea (Ach.) Hoffm. — на камнях.
U. polyphylla (L.) Baumg. — на камнях.
U. virginis Schaerer — на камнях.
Xanthoria elegans (Link) Th. Fr. — на камнях, отмерших мхах. Нитрофильный вид.

X. sorediata (Vainio) Poelt — на отмерших мхах.

Доминирующими видами лишайников на птичьей колонии являются *Candelariella vitellina, Lecidea lactea, Melanelia infumata, Rhizocarpon frigidum* и *Xanthoria elegans*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Egan R. S. A fifth checklist of the lichen-forming, lichenocolous and allied fungi of the continental United States and Canada // Bryologist. 1987. Vol. 90. N 2. P. 77—173. — *Santesson R.* The lichens of Sweden and Norway. Stockholm; Uppsala: Grafiska Tryckeriet, 1984. 334 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 III 1993

УДК 581.553 : 582.26(265.53)

Л. П. Перестенко

ФИТОЦЕНОЗЫ ЛИТОРАЛИ ЮГО-ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ И ШАНТАРСКИХ ОСТРОВОВ

L. P. PERESTENKO. LITTORAL PHYTOCOENOSES OF THE SOUTH-WESTERN COAST OF THE OKHOTSK SEA AND THE SHANTAR ISLANDS

По материалам Гидробиологической экспедиции Зоологического института АН СССР в Охотское море в 1978 г. на литорали изучено 33 фитоценоза — 4 верхне-, 12 средне- и 17 нижнелиторальных. Собрано 83 вида (39 красных, 31 бурых и 13 зеленых) водорослей.

Среди научных экспедиций в Охотское море, предпринятых с целью изучения шельфовых экосистем (Возжинская, 1965а, б, 1966, 1967; Блинова, Зинова, 1967; Блинова, 1968а, б, 1969, 1971, 1977; Возжинская, Блинова, 1970; Блинова, Возжинская, 1974), Гидробиологическая экспедиция Зоологического института АН СССР в июле—сентябре 1978 г. является одной из самых результативных. Исследования проводились от супралиторали до максимальных глубин на участке побережья от мыса Беллинсгаузена на южном Сахалине до мыса Энкэн на материковом побережье по 22 разрезам на 274 станциях (о-в Сахалин: I — мыс Беллинсгаузена, II — нас. пункт Пограничное, III — залив Набиль, IV — залив Пильтун, V — мыс Елизаветы; VI, VII — о-в Ионы; материковое побережье: VIII — залив Аян, IX — мыс Энкэн, X — мыс Лантарский, XII — мыс Хребтовый, XIV — бухта у р. Олгондо, XV — Удская губа, мыс Тыльский, XVI — Тугурский залив, бухта Мамга, XIX, XX — залив Ульбанский, XXI — залив Александры, мыс Каменный Шпиль, XXII — залив Екатерины, мыс Литке; Шантарские о-ва: XIII — о-в Сахарная Голова; о-в Большой Шантар: XI — мыс Северный; XVII, XVIII — бухта Якшина). Литоральная растительность исследована на 112 станциях. Сбор материала проводился по методике, разработанной в Лаборатории морских исследований под руководством А. Н. Голикова (Голиков, Скарлато, 1965). Материал собран сотрудниками Зоологического института В. Г. Аверинцевым, Б. И. Сиренко, А. М. Шереметевским; водоросли на литорали собраны преимущественно автором настоящей статьи. Количественный учет проводился на площадях 5 м^2, 3, 1, 0.25, 0.1 и 0.01 м^2. При расчете биомассы видов на каждой станции проводилось усреднение биомассы, рассчитанной на мерных площадях. В каждом фитоценозе рассчитывалась также суммарная биомасса красных, бурых и зеленых водорослей, суммарная биомасса всего фитоценоза и процентное соот-

Состав исследованных фитоценозов

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %

Ассоциация Gloiopeltis furcata, мысы Литке, Тыльский, Хребтовый, Лантарский, Аян, Энкэн (фитоценозы 1, 2).

1. Фитоценоз Gloiopeltis furcata, мыс Энкэн, верхний горизонт литорали, скала, валуны.

Gloiopeltis furcata	*R*	630	100

2. Фитоценоз Gloiopeltis furcata, мыс Лантарский, верхний горизонт литорали, скала.

Gloiopeltis furcata	*R*	264	97.95
Fucus evanescens, проростки	*P*	5.5	2.05
Hildenbrandia rubra	*R*	+	
Суммарная биомасса		269.5	100

3. Фитоценоз Urospora penicilliformis + Codiolum sp., мыс Лантарский, верхний горизонт литорали, скала.

Urospora penicilliformis	*C*	70	24.92
Codiolum sp.	*C*	204	72.62
Porphyra pseudolinearis	*R*	6.9	2.46
Rhodophyta		6.9	2.46
Chlorophyta		274	97.54
Суммарная биомасса		280.9	100

4. Фитоценоз Urospora penicilliformis + Capsosiphon groenlandicus + Ulothrix sp. + Acrosiphonia sonderi, о-в Сахарная Голова, мыс Северный, средний горизонт литорали, скала.

Urospora penicilliformis	*C*	170 (в сумме для 4 видов)	100
Capsosiphon groenlandicus	*C*		
Ulothrix sp.	*C*		
Acrosiphonia sp.	*C*		
Суммарная биомасса	*C*	170	100

5. Фитоценоз Blidingia minima, бухта Аян, южный мыс, средний горизонт литорали, II этаж, каменисто-валунная россыпь.

Blidingia minima	*C*	270	98.48
Porphyra pseudolinearis	*R*	3.6	1.31
Petalonia fascia	*P*	0.56	< 1
Суммарная биомасса		274.16	100

6. Фитоценоз Petalonia fascia, бухта Аян, южный мыс, средний горизонт литорали, II этаж, каменистая россыпь.

Petalonia fascia	*P*	1100	89.79
Fucus evanescens	*P*	125	10.21
Суммарная биомасса		1225	100

7. Фитоценоз Analipus sp.—Lithoderma sp., мыс Литке, средний горизонт литорали, глыбы.

Analipus sp.	*P*	1333	69.8
Lithoderma sp.	*P*	450	23.57
Fucus evanescens	*P*	26.6	1.39
Petalonia fascia	*P*	83.3	4.36

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Scytosiphon lomentaria	*P*	16.6	< 1
Суммарная биомасса		1909.5	100

8. Фитоценоз Petalonia fascia + Corallina pilulifera + Acrosiphonia sonderi—Analipus filiformis, мыс Лантарский, средний горизонт литорали, скалистый риф.

Petalonia fascia	*P*	933.6	64.9
Analipus filiformis	*P*	205	14.2
Acrosiphonia sonderi	*C*	236.7	16.45
Pterosiphonia bipinnata	*R*	40	2.8
Halosaccion microsporum	*R*	16	1.1
Porphyra pseudolinearis	*R*	7	< 1
Clathromorphum circumscriptum	*R*	+	
Rhodophyta		63	4.4
Phaeophyta		1138.4	79.1
Chlorophyta		236.7	16.5
Суммарная биомасса		1438.3	100

Формация Fucus evanescens, мыс Литке, заливы Тугурский, Ульбанский, мысы Хребтовый, Лантарский, Энкэн, рифы у бухты Аян, Шантарские о-ва (фитоценозы 9—14).

9. Фитоценоз Fucus evanescens, залив Ульбанский, 14 км к юго-западу от мыса Обрывистого, средний горизонт литорали, I этаж, скала.

Fucus evanescens, проростки	*P*	80	100

10. Фитоценоз Fucus evanescens, мыс Хребтовый, средний горизонт литорали, I этаж, скала.

Fucus evanescens	*P*	2727.27	99.98
Porphyra pseudolinearis	*R*	5.49	< 1
Суммарная биомасса		2732.76	100

11. Фитоценоз Fucus evanescens—Halosaccion hydrophorum, о-в Большой Шантар, мыс Северный, средний горизонт, I этаж, скала.

Fucus evanescens	*P*	4304.5	84.62
Halosaccion hydrophorum	*R*	440	8.65
Analipus sp.	*P*	150	2.95
Dumontia contorta	*R*	50	< 1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	10.5	< 1
Monostroma grevillei	*C*	1.5	< 1
Диатомовые колониальные	*B*	130	2.55
Rhodophyta		500	9.85
Phaeophyta		4454.5	87.57
Chlorophyta		1.5	0.03
Bacillariophyta		130	2.55
Суммарная биомасса		5086.5	100

12. Фитоценоз Fucus evanescens, мыс Литке, средний горизонт литорали, II этаж, валунная россыпь.

Fucus evanescens	*P*	8530	62.75
Chordaria flagelliformis	*P*	2800	20.6
Scytosiphon lomentaria	*P*	2133	15.7
Neorhodomela larix	*R*	43.3	< 1

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Dictyosiphon foeniculaceus	*P*	36.6	< 1
Haplosiphon kurilensis	*P*	20.67	< 1
Petalonia fascia	*P*	25.3	< 1
Tinocladia crassa	*P*	5.3	< 1
Rhodophyta		43 3	< 1
Phaeophyta		13550.87	99.7
Суммарная биомасса		13594.17	100

13. Фитоценоз Fucus evanescens, залив Ульбанский, к северу от мыса Заржецкого, средний горизонт, скалы с валунами.

Fucus evanescens	*P*	22180	99.22
Chaetomorpha sp.	*C*	97.5	0.43
Pterosiphonia bipinnata	*R*	77.5	0.35
Суммарная биомасса		22355	100

14. Фитоценоз Fucus evanescens, залив Ульбанский, к северу от мыса Заржецкого, нижний горизонт, I этаж, скалы, камни, песок.

Fucus evanescens	*P*	3750	84.28
Acrosiphonia sonderi	*C*	150	3.37
Ulva fenestrata	*C*	125	2.8
Polysiphonia urceolata	*R*	147.5	3.31
Chondrus platynus	*R*	67.5	1.51
Pilayella littoralis	*P*	85	1.9
Chordaria flagelliformis	*P*	60	1.3
Sphaerotrichia divaricata	*P*	50	1.12
Rhodomela tenuissima	*R*	6	< 1
Halosaccion microsporum	*R*	5.25	< 1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	3	< 1
Rhodophyta		229.25	5.15
Phaeophyta		3945	88.67
Chlorophyta		275	6.18
Суммарная биомасса		4449.25	100

Ассоциация Porphyra pseudolinearis, мысы Энкэн, Лантарский, рифы у бухты Аян, средний горизонт (фитоценозы 15, 16).

15. Фитоценоз Porphyra pseudolinearis, мыс Лантарский, скалистый риф.

Porphyra pseudolinearis	*R*	766.67	99.91
Gloiopeltis furcata	*R*	0.67	< 1
Суммарная биомасса		767.34	100

16. Фитоценоз Porphyra pseudolinearis, мыс Энкэн, валунная россыпь.

Porphyra pseudolinearis	*R*	417.5	100

Формация Chordaria flagelliformis, заливы Александры, Ульбанский, мысы Литке, Лантарский, нижний горизонт литорали (фитоценозы 17—19).

17. Фитоценоз Chordaria flagelliformis, мыс Лантарский, I этаж, скала.

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Chordaria flagelliformis	*P*	151.2	54.08
Acrosiphonia sp.	*C*	46	16.45
Ulva fenestrata	*C*	25.35	9.06
Halosaccion microsporum	*R*	22.01	7.87
Dictyosiphon foeniculaceus	*P*	12.67	4.53
Pterosiphonia bipinnata	*R*	0.34	
Saundersella simplex	*P*	8.17	2.92
Alaria marginata	*P*	4.46	1.59
Rhodomela sibirica	*R*	4.24	1.51
Corallina pilulifera	*R*	2.63	< 1
Phycodrys riggii	*R*	2	< 1
Clathromorphum circumscriptum	*R*	0.5	< 1
Tokidadendron kurilensis	*R*	+	
Laminaria gurjanovae	*P*	+	
Petalonia fascia	*P*	+	
Acrosiphonia sp.	*C*	+	
Rhodophyta		31.72	11.3
Phaeophyta		176.5	63.2
Chlorophyta		71.35	25.5
Суммарная биомасса		279.57	100

18. Фитоценоз Chordaria flagelliformis, залив Ульбанский, у мыса Обрывистого, II этаж, скала.

Chordaria flagelliformis	*P*	1380 (вместе с Dictyosiphon foeniculaceus)	88.9
Dictyosiphon foeniculaceus	*P*		
Halopteris dura	*P*	57	3.68
Sphacelaria sp.	*P*	+	
Pilayella littoralis	*P*	+	
Pterosiphonia bipinnata	*R*	55	3.55
Scytosiphon lomentaria	*P*	30.2	1.94
Halosaccion microsporum	*R*	30	1.93
Leathesia difformis	*P*	+	
Rhodophyta		85	5.48
Phaeophyta		1467.2	94.52
Суммарная биомасса		1552.2	100

19. Фитоценоз Chordaria flagelliformis, залив Александры, скала Каменистый Шпиль, II этаж, скала, камни.

Chordaria flagelliformis	*P*	620	65.16
Lessonia laminarioides	*P*	143.5	15.08
Clathromorphum circumscriptum	*R*	110	11.56
Halosaccion microsporum	*R*	65.9	6.93
Chondrus platynus	*R*	12	1.27
Rhodophyta		187.9	19.75
Phaeophyta		763.5	80.25
Суммарная биомасса		951.4	100

20. Фитоценоз Chordaria flagelliformis—Tichocarpus crinitus—Halosaccion microsporum, мыс Литке, нижний горизонт литорали, валуны, галька.

Chordaria flagelliformis	*P*	806	31
Tichocarpus crinitus	*R*	370	14.23
Halosaccion microsporum	*R*	290	11.15

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Elachista sp. (на *Halosaccion*)	*P*	290	11.15
Dictyosiphon foeniculaceus	*P*	136	5.23
Neohypophyllum middendorfii	*R*	138	5.31
Ceramium kondoi	*R*	140.8	5.42
Rhodomela sp.	*R*	95.2	3.66
R. larix	*R*	86.83	3.34
Pterosiphonia bipinnata	*R*	78	3
Ulva fenestrata	*C*	45.6	1.75
Chondrus platynus	*R*	32	1.23
Corallina pilulifera	*R*	20.4	< 1
Phyllariella ochotensis	*P*	16.46	< 1
Pantoneura baerii	*R*	13.2	< 1
Mastocarpus pacificus	*R*	13.2	< 1
Halopteris dura	*P*	12.4	< 1
Fimbrifolium capillaris	*R*	6.4	< 1
Scagelia pylaisaei	*R*	3.2	< 1
Polysiphonia urceolata	*R*	2	< 1
Sphacelaria sp.	*P*	1.3	< 1
Acrosiphonia sonderi	*C*	0.88	< 1
Fucus evanescens	*P*	0.64	< 1
Chaetomorpha tortuosa	*C*	0.57	< 1
C. melagonium	*C*	0.14	< 1
Petalonia zosterifolia	*P*	0.05	< 1
Rhodophyta		1289.23	49.6
Phaeophyta		1262.85	48.58
Chlorophyta		47.19	1.82
Суммарная биомасса		2599.27	100

Ассоциация Neorhodomela larix, мысы Энкэн, Хребтовый, Тугурский залив, бухта Мамга, нижний горизонт литорали, I этаж (фитоценоз 21).

21. Фитоценоз Neorhodomela larix, мыс Энкэн, каменисто-валунная россыпь.

Neorhodomela larix	*R*	2340	95.82
Corallina pilulifera	*R*	102	4.18
Суммарная биомасса		2442	100

Ассоциация Halosaccion microsporum, мыс Хребтовый, рифы у бухты Аян, нижний горизонт литорали (фитоценоз 22).

22. Фитоценоз Halosaccion microsporum, рифы у бухты Аян, каменисто-валунная россыпь.

Halosaccion microsporum	*R*	2100	99.05
Enteromorpha sp.	*C*	20	0.95
Суммарная биомасса		2120	100

23. Фитоценоз Halosaccion microsporum + Chondrus platynus—Corallina officinalis—Clathromorphum circumscriptum, о-в Большой Шантар, Якшина губа, восточный берег, нижний горизонт, I этаж, риф.

Halosaccion microsporum	*R*	1314.29	39.49
Chondrus platynus	*R*	491.4	14.76
Corallina officinalis	*R*	368.57	11.07
Acrosiphonia sp.	*C*	238.57	7.17
Rhodomela tenuissima	*R*	235.7	7.08

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Clathromorphum circumscriptum	*R*	475	14.27
Ulva fenestrata	*C*	108.57	3.26
Chondrus pinnulatus	*R*	11.43	< 1
Laminaria sp.	*P*	1.72	< 1
Pantoneura baerii	R	0.07	< 1
Scagelia pylaisaei	*R*	0.02	< 1
Диатомовые колониальные	*B*	82.86	2.49
Mastocarpus pacificus	*R*	+	
Pilayella littoralis	*P*	+	
Ahnfeltia plicata	*R*	+	
Melanosiphon intestinalis	*P*	+	
Halothrix lumbricalis на *H. microsporum*	*P*	+	
Rhodophyta		2896.48	85.06
Phaeophyta		1.72	0.06
Chlorophyta		347.14	12.02
Bacillariophyta		82.86	2.86
Суммарная биомасса		3328.2	100

24. Фитоценоз Corallina officinalis—Ralfsia fungiformis—Clathromorphum circumscriptum, о-в Большой Шантар, у мыса Северного, нижний горизонт литорали, I этаж, скала.

Corallina officinalis	*R*	280	37.23
Clathromorphum circumscriptum	*R*	300	39.89
Ralfsia fungiformis	*P*	145	19.28
Ulva fenestrata	*C*	10.7	1.42
Halosaccion microsporum	*R*	7.6	1
Iridaea cornucopiae	*R*	3.6	< 1
Alaria marginata	*P*	3.5	< 1
Rhodomela sibirica	*R*	0.9	< 1
Mastocarpus pacificus	*R*	0.27	< 1
Fucus evanescens	*P*	0.24	< 1
Cystoseira crassipes	*P*	0.18	< 1
Odonthalia dentata	*R*	0.14	< 1
Rhodophyta		592.51	78.78
Phaeophyta		148.92	19.8
Chlorophyta		10.7	1.42
Суммарная биомасса		752.13	100

25. Фитоценоз Neoptilota asplenioides—Clathromorphum circumscriptum, мыс Энкэн, нижний горизонт литорали, валуны.

Neoptilota asplenioides	*R*	181.78	27.29
Clathromorphum circumscriptum	*R*	350	53.88
Corallina pilulifera	*R*	28.5	4.3
Tichocarpus crinitus	*R*	52.5	8.08
Pterosiphonia bipinnata	*R*	3.7	< 1
Neohypophyllum middendorfii	*R*	16	2.46
Porphyra sp.	*R*	6	< 1
Phycodrys riggii	*R*	5	< 1
Petalonia fascia	*P*	2	< 1
Acrosiphonia sp.	*C*	2	< 1
Ulva fenestrata	*C*	1.79	< 1
Chordaria flagelliformis	*P*	0.7	< 1

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %
Rhodophyta		643.48	99
Phaeophyta		2.7	0.41
Chlorophyta		3.79	0.59
Суммарная биомасса		649.97	100

26. Фитоценоз Chondrus sp. + Chordaria flagelliformis, Тугурский залив, у бухты Мамги, нижний горизонт литорали, скалы.

Chondrus sp.	*R*	376	50.9
Chordaria flagelliformis	*P*	160	21.67
Tinocladia crassa	*P*	100	13.54
Neohypophyllum middendorfii	*R*	90	12.19
Fucus evanescens	*P*	8	1.08
Corallina pilulifera	*R*	4.3	< 1
Halopteris dura		0.12	< 1
Polysiphonia urceolata	*R*	+	
Chondrus pinnulatus	*R*	+	
C. platynus	*R*	+	
Rhodophyta		470.3	63.69
Phaeophyta		268.12	36.31
Суммарная биомасса		738.42	100

27. Фитоценоз Chorda filum + Chordaria flagelliformis + Dictyosiphon foeniculaceus—Rhodomela tenuissima, залив Ульбанский, к северу от мыса Заржецкого, нижний горизонт литорали, заиленный песок, камни, галька.

Chorda filum	*P*	288.5	24.4
Dictyosiphon foeniculaceus	*P*	414	35.27
Chordaria flagelliformis	*P*	110	9.3
Rhodomela tenuissima	*R*	175.17	14.81
Enteromorpha clathrata	*C*	105.5	8.92
Halosaccion microsporum	*R*	42	3.5
Dictyosiphon sp.	*P*	16	1.35
Petalonia zosterifolia	*P*	10	< 1
Ulva fenestrata	*C*	9.75	< 1
Tinocladia crassa	*P*	5	< 1
Polycerea borealis	*P*	1.95	< 1
Scytosiphon lomentaria	*P*	1.5	< 1
Rhodophyta		217.17	18.41
Phaeophyta		846.95	71.81
Chlorophyta		115.25	9.78
Суммарная биомасса		1179.37	100

28. Фитоценоз Laminaria gurjanovae—Neoptilota asplenioides—Clathromorphum circumscriptum, о-в Сахарная Голова, мыс Северный, нижний горизонт литорали, скала, валуны.

Laminaria gurjanovae	*P*	376	30.06
Neoptilota asplenioides	*R*	226	18.07
Alaria marginata	*P*	230	18.38
Clathromorphum circumscriptum	*P*	375	29.98
Phycodrys riggii	*R*	20	1.6
Acrosiphonia sonderi	*C*	16	1.28
Ulva fenestrata	*C*	2.5	< 1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	2	< 1

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Pantoneura baerii	*R*	1.5	< 1
Halosaccion microsporum	*R*	0.6	< 1
Scagelia pylaisaei	*R*	1	< 1
Polysiphonia sp.	*R*	3.2	< 1
Rhodomela tenuissima	*R*	+	
Rhodophyta		626.3	37.57
Phaeophyta		606	59.65
Chlorophyta		18.5	2.78
Суммарная биомасса		1250.8	100

Формация Lessonia laminarioides+Alaria marginata+Laminaria sp. sp.+ +Cystoseira crassipes, мысы Хребтовый, Лантарский, Аян, Литке (фитоценозы 29, 30).

29. Фитоценоз Lessonia laminarioides + Alaria marginata—Ulva fenestrata—Clathromorphum circumscriptum, северный мыс бухты Аян, нижний горизонт литорали, II этаж, риф.

Alaria marginata	*P*	293	28.33
Lessonia laminarioides	*P*	73	7.05
Ulva fenestrata	*C*	257	24.85
Clathromorphum circumscriptum	*R*	300	29
Pterosiphonia bipinnata	*R*	70	6.76
Halosaccion microsporum	*R*	41	3.96
Laminaria gurjanovae	*P*	+	
Rhodomela tenuissima	*R*	+	
Rhodophysema nagaii	*R*	+	
Rhodophyta		411	39.75
Phaeophyta		366	35.4
Chlorophyta		257	24.85
Суммарная биомасса		1034	100

30. Фитоценоз Cystoseira crassipes—Neohypophyllum middendorfii—Neoptilota asplenioides—Clathromorphum circumscriptum, южный мыс бухты Аян, нижний горизонт литорали, II этаж, скала.

Cystoseira crassipes	*P*	240	9.75
Neohypophyllum middendorfii	*R*	860	34.94
Neoptilota asplenioides	*R*	720	29.25
Clathromorphum circumscriptum	*R*	250	10.16
Phycodrys riggii	*R*	174	7.06
Lessonia laminarioides	*P*	95.6	3.88
Alaria marginata	*P*	53.3	2.16
Ptilota filicina	*R*	50	2.03
Odonthalia ochotensis	*R*	5	< 1
Tichocarpus crinitus	*R*	4.8	< 1
Laminaria gurjanovae	*P*	4.64	< 1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	3	< 1
Tokidadendron kurilensis	*R*	1	< 1
Rhodophyta		2067.8	84
Phaeophyta		393.54	16
Суммарная биомасса		2461.34	100

31. Фитоценоз Neohypophyllum middendorfii, о-в Большой Шантар, Якшина губа, нижний горизонт литорали, риф.

Neohypophyllum middendorfii	*R*	243	94.42

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Chordaria flagelliformis	*P*	5.55	2.16
Acrosiphonia sonderi	*C*	8.4	3.26
Corallina officinalis	*R*	0.3	< 1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	0.1	< 1
Phodophyta		243.4	94.58
Phaeophyta		5.55	2.16
Chlorophyta		8.4	3.26
Суммарная биомасса		257.35	100
32. Фитоценоз Acrosiphonia sonderi, о-в Сахалин, мыс Беллинсгаузена, средний горизонт литорали, камни.			
Acrosiphonia sonderi	*C*	1480	99.86
Ulva fenestrata	*C*	1.8	< 1
Chorda filum	*P*	0.2	< 1
Phaeophyta		0.2	< 1
Chlorophyta		1481.8	
Суммарная биомасса		1482	100
33. Фитоценоз Alaria ochotensis, о-в Сахалин, мыс Беллинсгаузена, нижний горизонт литорали, камни.			
Alaria ochotensis	*P*	1240	95.42
Chondrus sp.	*R*	49.2	3.79
Chorda filum	*P*	6.8	< 1
Acrosiphonia sonderi	*C*	2.4	< 1
Ulva fenestrata	*C*	0.64	< 1
Rhodophyta		49.2	3.79
Phaeophyta		1246.8	95.98
Chlorophyta		3.04	< 1
Суммарная биомасса		1299.04	100

ношение видов в фитоценозе по биомассе. Фитоценозы выделялись по составу доминантов и субдоминантов с учетом сопутствующих видов (Быков, 1967; Калугина-Гутник, 1971; Работнов, 1978). К одной и той же ассоциации были отнесены фитоценозы, тождественные по главному слою, одному из развитых второстепенных и по набору характерных видов (Быков, 1967; Калугина-Гутник, 1975). Однако ассоциации в соответствии с принятым определением этой единицы растительности были выделены без особого труда лишь в крайних для водорослей условиях обитания — в верхней литорали. Вследствие существования переходов между фитоценозами, исходя из имеющегося материала, в нижней литорали для избежания ошибок мы были вынуждены выделять формации, основываясь на ее понимании как группы ассоциаций, доминанты которых являются близкими в морфологическом и экологическом отношениях видами (Быков, 1967).

Экспедиция работала в менее исследованной юго-западной части моря. По объему выполненных работ она должна быть отнесена к числу наиболее значительных. К сожалению, за прошедшее десятилетие публикаций трудов экспедиции не последовало. Статья Л. В. Жаковой (1985) по кораллиновым водорослям и настоящая статья — это первые результаты экспедиции.

В приведенном списке (см. таблицу) авторы видов даны согласно работам Л. П. Перестенко (1975, 1977, 1980, 1982, 1983а, б, 1984, 1986). Виды из качественных сборов указаны в видовом составе со знаком «+». Для некоторых

фитоценозов в том случае, когда виды в выборке нельзя было разделить, дана суммарная биомасса. Таксономическая группа в соответствующей графе указана сокращенно: *R — Rhodophyta*, *P — Phaeophyta*, *C — Chlorophyta*, *B — Bacillariophyta*. При содержании видов в суммарной биомассе менее 1% цифра не указана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блинова Е. И. Морские водоросли северо-восточной части Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1968а. Т. 5. С. 33—38. — *Блинова Е. И.* Видовой состав и распределение морских водорослей в Пенжинской губе // Океанология. 1968б. Т. 8. Вып. 2. С. 279—286. — *Блинова Е. И.* Подводные исследования водорослевого пояса в северо-восточной части Охотского моря // Морские подводные исследования. М.: Наука, 1969. С. 114—120. — *Блинова Е. И.* Основные водоросли северо-восточной части Охотского моря (распределение, экология, фитомасса) // Раст. ресурсы. 1971. Т. 7. Вып. 2. С. 252—259. — *Блинова Е. И.* Фитобентос литорали и сублиторали северной части Охотского моря (Тауйская губа, полуострова Кони и Пьягина) // Тр. Всесоюз. н.-иссл. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии. 1977. Т. 124. С. 1—21. — *Блинова Е. И., Возжинская В. Б.* Водорослевая флора и растительность залива Шелихова (Охотское море) // Тр. Всесоюз. н.-иссл. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии. 1974. Т. 99. С. 143—153. — *Блинова Е. И., Зинова А. Д.* Новый вид *Rhodymenia* из северо-восточной части Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1967. Т. 4. С. 107—109. — *Быков Б. А.* Геоботаническая терминология. Алма-Ата: Наука, 1967. 167 с. — *Возжинская В. Б.* Морские водоросли западного побережья Камчатки // Нов. сист. низш. раст. 1965а. Т. 2. С. 73—78. — *Возжинская В. Б.* Распределение водорослей у берегов западной Камчатки // Океанология. 1965б. Т. 5. Вып. 2. С. 348—353. — *Возжинская В. Б.* Экология и распределение водорослей материкового берега Охотского моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1966. Т. 81. С. 153—174. — *Возжинская В. Б.* Новые водоросли для северных побережий Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1967. Т. 4. С. 138—140. — *Возжинская В. Б., Блинова Е. И.* Материалы по распределению и составу водорослей Камчатки // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1970. Т. 88. С. 298—308. — *Голиков А. Н., Скарлато О. А.* Гидробиологические исследования в зал. Посьет с применением водолазной техники // Исследования фауны морей. Т. 3(11). Фауна морей северо-западной части Тихого океана. 1965. С. 5—21. — *Жакова Л. В.* Эпилитные корковые кораллиновые водоросли Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 46—54. — *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка, 1975. 246 с. — *Перестенко Л. П.* Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (пор. *Cryptonemiales*, *Rhodophyta*) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1676—1698. — *Перестенко Л. П.* Род *Odonthalia* Lyngb. в морях Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. 1977. Т. 14. С. 33—41. — *Перестенко Л. П.* Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. 232 с. — *Перестенко Л. П.* Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. I // Нов. сист. низш. раст. 1982. Т. 19. С. 16—29. — *Перестенко Л. П.* Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. II // Нов. сист. низш. раст. 1983а. Т. 20. С. 45—50. — *Перестенко Л. П.* Обзорный ключ семейства *Delesseriaceae* Näg. дальневосточных морей // Нов. сист. низш. раст. 1983б. Т. 20. С. 51—54. — *Перестенко Л. П.* Новые виды водорослей дальневосточных морей СССР // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 41—50. — *Перестенко Л. П.* Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Новые представители сем. *Crossocarpaceae* // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 88—97. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 984 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 II 1993

УДК 581.3 : 581.145.2 © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 8

Н. М. Морозова, В. Е. Васильева

К ВОПРОСУ О ДЛИТЕЛЬНОЙ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ СЕМЯН *NELUMBO NUCIFERA* (*NELUMBONACEAE*)

N. M. MOROZOVA, V. E. VASIL'EVA. ON THE PROBLEM OF LONG-TERM SEED VIABILITY IN *NELUMBO NUCIFERA* (*NELUMBONACEAE*)

Исследованы способность к прорастанию зрелых плодиков лотоса, хранившихся 1 год и 8 лет, содержание в них эндогенной абсцизовой кислоты и цитокининовая активность.

Хотя наблюдалось нормальное 100%-е прорастание, в плодиках полностью отсутствовали абсцизовая кислота в свободной и связанной формах, а также цитокининовая активность.

Как известно, зародыш лотоса после высыхания перикарпия переходит в состояние вынужденного механического покоя (Николаева и др., 1985), которое может длиться сотни лет. Тем не менее в течение всего этого периода семена сохраняют способность к прорастанию (Ohga, 1923, 1926—1927; Снигиревская, 1964).

Практически полное отсутствие старения семян и характер их прорастания позволяют предположить существование определенной специфики в гормональной регуляции этих процессов у лотоса. В связи с этим представляло интерес исследовать способность зрелых плодиков лотоса к прорастанию и содержание в них фитогормонов — абсцизовой кислоты (АБК) и цитокининов — после нескольких лет хранения.

Материал и методика

Материалом для исследования служили зрелые плодики лотоса *Nelumbo nucifera* Gaertn., собранные в Астраханском государственном заповеднике и хранившиеся при комнатной температуре в течение 1 года и 8 лет. О жизнеспособности семян судили по прорастанию плодиков в оранжерейном бассейне и в лабораторных сосудах. Одну группу плодиков помещали в воду без обработки, в другой группе предварительно надпиливали плодовую оболочку. Каждая группа состояла из 25 плодиков.

Для анализа гормонов плодики (2, 3 и 5 г) измельчали в ступке, растирали в жидком азоте до порошкообразной массы и заливали кипящим 96%-м этиловым спиртом. Выделение свободной АБК проводили по методике, описанной в работе Е. В. Белынской с соавт. (1990). Для определения связанной АБК водную фракцию, оставшуюся после 3-кратной экстракции серным эфиром в процессе выделения свободной АБК, ставили на щелочной гидролиз и далее анализировали, как и свободную АБК. Количественное содержание оценивали с помощью газожидкостной хроматографии на приборе «Газохром 1109Э» и жидкостной хроматографии высокого давления на приборе Ultropac TSK 545 DEAE (LKB, Швеция) (Белынская и др., 1990). Калибровочную кривую строили по стандартным растворам АБК с концентрацией от 0.5 до 5 нг.

Определение цитокининов в двух навесках плодиков по 5 г проводили по методу, описанному Е. В. Белынской и В. Ф. Верзиловым (1983), с некоторыми модификациями. Экстракцию осуществляли кипящим 96%-м этанолом с последующей 3-кратной обработкой 80%-м этанолом в течение 1 ч. Объединенный экстракт выпаривали в вакуумном испарителе при 40 °C до водного остатка, который затем подкисляли 2*N* HCl до pH 2.8 (для гидролиза связанных форм цитокининов) и 3 раза промывали гексаном. Гексановую фракцию собирали отдельно. Водную фракцию доводили до pH 7.8 1*N* NaOH и промывали 3 раза н.-бутиловым спиртом, собирая отдельно водную и бутиловую фракции. Каждую

из 3 полученных фракций — гексановую, водную и бутиловую — после упаривания и перевода в 96%-й этанол наносили на бумажную хроматограмму. Цитокининовую активность определяли по величине экстинкции пигмента бетацианина, продуцируемого проростками щирицы *Amaranthus caudatus* L. на приборе Specol при 540 нм.

Результаты и обсуждение

У зрелых плодиков лотоса, хранившихся при комнатной температуре в течение 1 года и 8 лет, наблюдалось 100%-е прорастание при условии механического повреждения плодовой оболочки перед помещением их в воду. Плодики с неповрежденным перикарпием пролежали в воде более 2 лет, не прорастая.

Первые внешние признаки прорастания появлялись уже через 8 ч, а через 1 сут плодовая оболочка размягчалась, плодики сильно набухали. Через 40 ч происходил разрыв плодовой оболочки и выход эпикотиля из плодика. В дальнейшем на поверхность воды последовательно выходили 4 плавающих щитовидных листа. Эти данные, как и известные из литературы, позволяют говорить о том, что у семян лотоса нет физиологического покоя, а есть вынужденный механический покой, связанный с водо- и воздухонепроницаемостью плодовой оболочки (Shaw, 1929; Шафранов, 1958; Николаева и др., 1985; Титова, 1988). Этот вывод подтверждается и характером прорастания плодиков лотоса в природе (Шафранов, 1958; Титова, 1988).

М. Г. Николаева с соавт. (1985) и А. В. Попцов (1976), обобщая многочисленные данные, отмечают, что семена с твердой оболочкой вообще обладают ярко выраженной долговечностью по сравнению с семенами с мягкой оболочкой. Основными причинами этого считаются отсутствие газообмена и вследствие этого накопление внутри семени углекислого газа, являющегося, по мнению С. С. Шаина (1950), анестезирующим средством, а также водонепроницаемость, что позволяет зародышу находиться в анабиотическом состоянии.

I. Ohga (1926) описывает случай сохранения жизнеспособности плодиков лотоса на дне высохшего озера в илистом слое в течение 160—250 лет и более. W. Libby (1951) при помощи определения степени распада ^{14}C установил возраст этих семян — 1040 ± 210 лет.

По сообщению Ohga, в плодиках лотоса состав внутренней атмосферы мало отличается от состава атмосферного воздуха. Влажность их составляла 12% против 3.2—9% у других твердых семян. Все это позволяет говорить о том, что длительная жизнеспособность плодиков лотоса может быть связана не только и не столько с водо- и воздухонепроницаемостью твердого перикарпия, сколько с факторами иной природы, в частности с особенностями гормональной регуляции.

Проведенный нами анализ фитогормонов показал отсутствие АБК и цитокининов (в свободной и связанной формах) в зрелых плодиках лотоса после хранения в течение 1 года и 8 лет; семена не потеряли способности к прорастанию.

Известно, что в регуляции процессов созревания, покоя и прорастания семян очень важную роль играет АБК. Основываясь на многочисленных данных о высоком содержании этого гормона в созревающих и покоящихся семенах, его до последнего времени однозначно рассматривали как фактор, ответственный за индукцию и поддержание покоя семян. Однако в последнее время появились работы, где отмечается, что роль АБК при созревании и прорастании семян нельзя считать однозначной (Берестецкий и др., 1985; Кефели и др., 1989). Так, В. А. Берестецкий с соавт. (1985) отмечают, что АБК в процессе созревания накапливается не только в покоящихся семенах, но и в семенах, не обладающих физиологическим покоем, хотя и в небольших количествах. К моменту полного созревания содержание АБК в этих семенах падает до низких значений, но не до нуля. Такая закономерность была установлена для семян пшеницы, ячменя,

сои, гороха, фасоли, хлопчатника и др. У семян с глубоким физиологическим покоем высокий уровень АБК наблюдается к моменту полного созревания и в состоянии покоя. Это характерно для семян ясеня, яблони, земляники, груши и многих других растений (Кефели и др., 1989).

Так как характер прорастания семян лотоса позволяет говорить о том, что они не обладают физиологическим покоем, можно было бы ожидать наличия небольшого количества АБК в плодиках. Полное отсутствие АБК в зрелых плодиках лотоса, установленное нами с помощью двух инструментальных методов, является интересным фактом, не показанным ранее ни для одного вида растений.

Обсуждая данные об отсутствии АБК в зрелых плодиках лотоса, нельзя не упомянуть гормональную теорию покоя и прорастания А. А. Кана (1982), в которой предполагается, что основным является баланс между разными гормонами. Так, семена, имеющие только запас гиббереллинов, способны прорастать в отсутствие ингибиторов. Если же в семенах имеется АБК, то для прорастания необходимы еще и цитокинины. Эта закономерность была отмечена и в ряде других работ в отношении как эндогенных, так и экзогенных гормонов и связанного с их балансом прорастания семян (Николаева и др., 1973; Lewak, 1981).

Сведения о содержании цитокининов в зрелых семенах и плодах различных представителей цветковых достаточно противоречивы. Так, в ряде обобщающих работ указывается, что семена и плоды многих растений (яблони, томатов, кокосового ореха, персика, кукурузы, сливы, подсолнечника, сои, арбуза, тыквы, люпина, винограда и др.) обладают очень высокой цитокининовой активностью (Кулаева, 1973; Дерфлинг, 1985). Однако в подавляющем большинстве случаев высокое содержание эндогенных цитокининов характерно для молодых, активно растущих семян и плодов, а на последних этапах созревания и при переходе их в состояние покоя количество цитокининов резко падает. Зрелые и покоящиеся семена, как правило, не обнаруживают цитокининовой активности (например, у яблони, кукурузы, сливы и др.). Тем не менее в ряде работ показано высокое содержание цитокининов в зрелых семенах некоторых растений. Так, N. Brown и I. Staden (1973) отмечают высокое содержание цитокининов (в основном в связанной форме) в семенах *Leucadendron daphnoides*, покой которых не глубок и связан в большой степени с покровами.

Утрата способности семян к продуцированию гормонов, регулирующих прорастание, в первую очередь цитокининов, и накопление в них ингибиторов (АБК) вызывают потерю жизнеспособности семян при хранении (Робертс, 1978).

Тот факт, что при определении АБК в зрелых плодиках лотоса после длительного хранения нам не удалось обнаружить ее ни в связанной, ни в свободной форме, а также отсутствие цитокининов в них позволяют говорить об определенной специфике гормональной регуляции у лотоса. На основании сопоставления литературных и экспериментальных данных можно полагать, что удивительная жизнеспособность семян лотоса обусловлена прежде всего отсутствием в них ингибитора — абсцизовой кислоты.

Авторы приносят глубокую благодарность Е. В. Белынской за помощь в проведении анализа фитогормонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белынская Е. В., Верзилов В. Ф. Изменение цитокининовой активности при дифференциации цветочных почек у яблони // Фитогормоны, рост, образование цветков и плодообразование у растений. София: Изд-во Болг. АН, 1983. С. 90—100. — *Белынская Е. В., Кондратьева В. В., Кислин Е. Н., Филимонова М. В.* Влияние солей серебра и пиросернистой кислоты на содержание абсцизовой кислоты в лепестках гвоздики // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1990. № 1. С. 145—148. — *Берестецкий В. А., Мусатенко Л. И., Гордецкий А. В.* Абсцизовая кислота в процессе созревания и прорастания семян // Фито-

гормональная регуляция роста и развития растений. Матер. Симп., посвященного 100-летию со дня рождения Н. Г. Холодного. Киев: Наукова думка, 1985. С. 125—138. — *Дерфлинг К.* Гормоны растений. М.: Мир, 1985. 303 с. — *Кан А. А.* Предварительная обработка, прорастание и жизнедеятельность семян // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. С. 320—352. — *Кефели В. И., Коф Э. М., Власов П. В., Кислин Е. Н.* Природный ингибитор роста — абсцизовая кислота. М.: Наука, 1989. 183 с. — *Кулаева О. Н.* Цитокинины, их структура и функция. М.: Наука, 1973. 263 с. — *Николаева М. Г., Петрова В. Н., Далецкая Т. В.* Действие абсцизовой кислоты отдельно и совместно с другими гормонами на рост зародышей и прорастание семян клена татарского // Физиол. раст. 1973. Т. 20. Вып. 6. С. 1117—1126. — *Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с. — *Попцов А. В.* Биология твердосемянности. М.: Наука, 1976. 156 с. — *Робертс Е. Г.* Цитологические, генетические и метаболические изменения, связанные с потерей жизнеспособности // Жизнеспособность семян. М.: Колос, 1978. С. 244—288. — *Снигиревская Н. С.* Материалы к морфологии и систематике рода *Nelumbo* Adans. // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. 1964. Вып. 13. С. 104—172. — *Титова Г. Е.* Эмбриология некоторых водных растений (*Nelumbo nucifera* Gaertn., *Cabomba caroliniana* A. Cray, *Trapa astrachanica* (Fler.) Winter): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 18 с. — *Шаин С. С.* Твердосемянность многолетних бобовых и трав и повышение их урожайности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1950. 47 с. — *Шафранов П. А.* О некоторых биоморфологических особенностях лотоса орехоносного (*Nelumbium nuciferum* Gaertn.) в связи с его интродукцией // Бюл. Гл. бот. сада. 1958. Вып. 30. С. 16—21. — *Brown N. A., Staden I.* The effect of stratification on the endogenous cytokinin levels of seed of *Protea compacta* and *Leucadendron daphnoides* // Physiol. Plant. 1973. Vol. 23. N 3. P. 388—393. — *Lewak S.* Regulatory pathways in removal of apple seed dormancy // Acta Hort. Bot. Prag. 1981. N 120. P. 149—159. — *Libby W. F.* Radiocarbon dates. II // Science. 1951. Vol. 114. N 2960. P. 291—296. — *Ohga I.* On the longevity of fruit of *Nelumbo nucifera* // Bot. Mag. (Tokyo). 1923. Vol. 37. N 439. P. 87—95. — *Ohga I.* The germination of century-old and recently harvested Indian lotus fruits, with special reference to the effect of oxygen supply // Amer. J. Bot. 1926. Vol. 13. N 10. P. 754—759. — *Ohga I.* On the structure of some ancient but still viable fruits of Indian lotus, with special reference to their prolonged dormancy // Japan. J. Bot. (Tokyo). 1926—1927. Vol. 3. N 1. P. 1—20. — *Shaw M. F.* A microchemical study of the fruit coat of *Nelumbo lutea* // Amer. J. Bot. 1929. Vol. 16. N 5. P. 259—276.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 II 1993

УДК 582.635.5 : 581.522

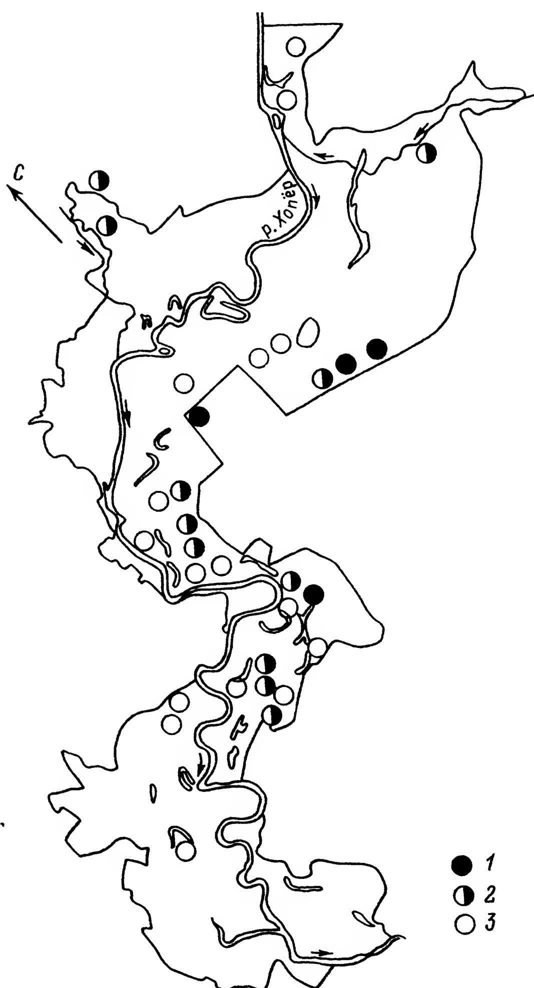
Е. В. Печенюк

URTICA KIOVIENSIS (*URTICACEAE*) В ХОПЁРСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

E. V. PECHENYUK. *URTICA KIOVIENSIS* (*URTICACEAE*) IN KHOPYORSKY STATE RESERVATION

Сообщается о распространении крапивы киевской на территории Хопёрского государственного заповедника, о сообществах, в которых она доминирует, о сезонном развитии вида.

Крапива киевская *Urtica kioviensis* Rogov — редкое растение, встречающееся в Западной Европе (в основном в бассейне Дуная), в Закарпатье, на Верхнем и Среднем Днепре, в Волжско-Донском и Заволжском районах, восточной Молдове, Причерноморье и на Нижнем Дону; одно изолированное местонахождение имеется в Палестине (Гельтман, 1983а). В Хопёрском государственном заповеднике (ХГЗ) крапива киевская впервые была собрана С. А. Красовской в 1938 г. на заболоченном берегу пойменного оз. Тальниково (Красовская, 1940), но ошибочно определена как *Urtica urens* L. (Цвелев, 1988).



Распространение *Urtica kioviensis* на территории Хопёрского государственного заповедника.

U. kioviensis: *1* — доминант в травяном покрове, *2* — небольшие заросли, *3* — отдельные экземпляры.

Результаты последней инвентаризации флоры ХГЗ показали, что крапива киевская нередко произрастает по берегам водоемов в пойме (Цвелев, 1988), а проведенный нами в последующие годы осмотр водоемов заповедника позволил уточнить ее распространение на всей территории. Маршрутное обследование северо-востока Воронежской обл. за пределами ХГЗ показало, что этот вид довольно обычен, а местами образует обширные заросли в облесенных участках поймы Хопра выше заповедника (одно местонахождение обнаружено в пойме р. Савалы — правого притока Хопра) и в нижнем течении р. Карачан около пойменных водоемов на границе с заповедником. Около водоемов и болот второй надпойменной террасы к востоку от ХГЗ и около степных водоемов на водоразделах рек Хопёр—Савала и Карачан—Савала к западу от ХГЗ крапива киевская не найдена.

На территории ХГЗ основные местонахождения крапивы киевской сосредоточены в притеррасных ольшаниках (см. рисунок), где она образует густые заросли (проективное покрытие до 80%) с небольшим числом сопутствующих видов: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Thelypteris palustris* Schott, *Solanum kitagawae* Schoenbeck-Temesy, *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. Реже

Urtica kioviensis образует заросли на берегах пойменных водоемов, но и там можно видеть сообщества, в которых покрытие этого вида достигает 85—100%. Встречаются мозаичные ценозы, в которых чередуются небольшие по площади участки *U. kioviensis* (проективное покрытие колеблется от 10 до 90%) и манника большого *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. (от 1 до 80%). В число сопутствующих видов входят *Oenanthe aquatica* (L.) Poir, *Symphytum tanaicense* Stev., *Rumex hydrolapathum* Huds., *R. maritimus* L., *Lycopus europeus* L., *Agrostis stolonifera* L., *Stachys palustris* L., *Bidens tripartita* L. и некоторые другие гигрофиты. Проективное покрытие *Stachys palustris* достигает 5%, а остальных видов — не превышает 1%. Обычно на берегах стариц Хопра *Urtica kioviensis* встречается единично или в виде небольших скоплений в поясе кустарниковых ив (*Salix triandra* L., *S. cinerea* L.) или среди гигрофитов.

Д. В. Гельтман (1983б) считает *Urtica kioviensis* водным или земноводным растением, заходящим в воду до глубины 1.5 м. В условиях Хопёрской поймы с большими сезонными колебаниями обводненности *U. kioviensis* обитает в воде только весной и в первой половине лета. В межень уровень воды на местообитаниях этого вида заметно понижается, нередко они полностью обсыхают. Поэтому мы присоединяемся к мнению Н. Н. Цвелева (1988), относящего *U. kioviensis* в условиях ХГЗ к болотно-лесным видам.

U. kioviensis — зимнезеленый вид, зимующий стелющимися побегами с развитыми листьями. Во время весеннего половодья листья на перезимовавших и оказавшихся под водой побегах отмирают, в середине апреля из пазух отмерших листьев начинают расти прямостоячие генеративные побеги, из узлов перезимовавших побегов — придаточные корни. В мае рост генеративных побегов происходит медленно, к концу мая они достигают приблизительно 20 см дл. На слабо увлажненных участках растения развиваются быстрее, чем на глубоко обводненных. В середине июня на выросших побегах появляются зачатки соцветий; у особей на влажных местообитаниях зацветание пестичных цветков начинается в конце 2-й декады июня, на обводненных местообитаниях — на неделю позже. Цветение растянутое; массовое цветение длится более 1 мес — с начала июля до конца 1-й декады августа. Отдельные особи продолжают цвести до середины сентября. Массовое плодоношение наблюдается с начала августа, осыпание плодов — во второй половине сентября. Последние плоды держатся на верхушках побегов до середины октября.

С конца августа начинается пожелтение листьев на генеративных побегах и рост из пазух их нижних листьев мощных, олиственных, лежащих на грунте или слегка приподнимающихся, густо покрытых жгучими волосками зимующих побегов. Листья на зимующих побегах несколько мельче и имеют более округлую форму, чем листья на генеративных побегах. К концу сентября зимующие побеги достигают 40—60 см дл., к концу осени на них развиваются побеги второго порядка, 10—30 см дл. В конце октября генеративные побеги полностью отмирают; зимующие побеги как на обводненных, так и на обсохших местообитаниях образуют ярко-зеленый аспект.

В засушливые годы при отсутствии весеннего половодья развитие *U. kioviensis* замедляется, растения остаются угнетенными, зацветание отодвигается на конец 1-й декады июля, массовое цветение — на конец июля. В начале сентября цветение полностью прекращается. В условиях поймы Хопра периодические засухи можно считать основным фактором, вызывающим ослабление и изреживание ценопопуляций *U. kioviensis*. В засушливые годы возрастает отрицательное влияние кабанов, численность которых в заповеднике очень высока. Порои кабанов в основных местообитаниях этого вида иссушают почву; мы находили там множество порванных и высохших побегов *U. kioviensis*. Восстановление ценопопуляции происходит медленно, так как по берегам стариц вид возобновляется в основном обрывками зимующих побегов, переносимых течением воды во время весеннего половодья. В то же время в ольшаниках и ложах пересыхающих

протоков мы наблюдали массовые семенные всходы *U. kioviensis*, которые появлялись по мере обсыхания грунта.

Гельтман (1983а, б) отмечал, что *U. kioviensis* некоторые авторы рассматривали как подвид или разновидность крапивы двудомной *U. dioica* L., но морфологические особенности, по мнению автора, позволяют считать *U. kioviensis* самостоятельным видом. Отмеченные нами особенности сезонного развития крапивы киевской, образование ею крупных зимующих побегов с развитыми листьями (в отличие от крапивы двудомной, зимующей небольшими побегами с неразвитыми листьями), отсутствие типичного корневища (роль недолговечных коммуникаций исполняют зимующие побеги и основания генеративных побегов) — все это является подтверждением обособленности этого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гельтман Д. В. Род Крапива (*Urtica* L.) в СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983а. 22 с. — *Гельтман Д. В. Urtica kioviensis* Rogov — редкое водное растение флоры СССР // Охрана живой природы. Тез. докл. Всесоюз. конф. молодых ученых. М., 1983б. С. 35—37. — *Красовская С. А.* Список высших растений Хопёрского заповедника // Тр. Хопёрского заповедника. Воронеж, 1940. Вып. 1. С. 284—343. — *Цвелев Н. Н.* Флора Хопёрского государственного заповедника. Л.: БИН, 1988. 192 с.

Хопёрский государственный заповедник
С. Варварино, Воронежская обл.

Получено 22 XII 1992

УДК 581.9 (517.3)

Э. Ганболд, В. И. Грубов, И. А. Губанов, Ш. Дариймаа, Р. В. Камелин, Н. Улзийхутаг, У. Энхма

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ ЗАПОВЕДНИКА «БОГДО-УЛА» (СЕВЕРНАЯ МОНГОЛИЯ)

E. GANBOLD, V. I. GRUBOV, I. A. GUBANOV, Sh. DARIJMAA, R. V. KAMELIN, N. ULZIJKHUTAG, U. ENKHMA. VASCULAR PLANTS OF BOGDO-ULA STATE RESERVATION (NORTH MONGOLIA)

Для старейшего заповедника МНР — горного массива Богдо-Ула (Южный Хэнтэй, южнее г. Улан-Батора) впервые дается достаточно полный список сосудистых растений, в котором насчитывается 579 видов из 259 родов, относящихся к 69 семействам. Довольно большое для территории в 40 тыс. га число зарегистрированных в заповеднике видов объясняется разнообразием ландшафтов и положением заповедника на границе Южно-Сибирского (Хэнтэйского) и Монголо-Дауро-Маньчжурского регионов, характеризующихся двумя различными по богатству и оригинальности флорами.

Заповедник «Богдо-Ула» расположен в Центральном аймаке Монгольской Народной Республики. Он непосредственно прилегает к южной окраине г. Улан-Батора. Географические координаты заповедника — 47°04′—47°55′ с. ш., 106°49′—117°11′ в. д. Он занимает горный массив Богдо-Ула, являющийся южным отрогом Хэнтэйского нагорья, с высотными отметками от 1350 до 2256 м над ур. м. Общая площадь заповедника 40 800 га, из них леса занимают 19 500 га. Лесообразующие породы: лиственница сибирская (57.4%), сосна сибирская, или кедр (20.9), ель сибирская (18.9), сосна обыкновенная и береза плосколистная (2.8%). Средний возраст деревьев — около 150 лет, максимальный — 230 лет.

Флористический отряд Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР в составе авторов настоящего сообщения провел в 1989—1990 гг. полевые исследования по выявлению состава флоры заповедника. Обследованием охвачены все основные фитоценозы хр. Бог-

до-Ула: разные типы лиственничных, кедровых, еловых лесов, березняки, сосновые редколесья, болота на выположенных склонах и в речных долинах, разнообразные луга, степи на склонах южной экспозиции, скальные выходы, россыпи крупных камней (курумники) на вершине хребта, водная и прибрежно-водная растительность речек и ручьев, куртины рудеральных растений на границах заповедника и вдоль дорог и т. д. Сборы растений и наблюдения проведены по всему высотному профилю. Кроме того, изучены гербарные сборы с хр. Богдо-Ула других исследователей, хранящиеся в Ботаническом институте РАН (Санкт-Петербург, LE), Московском государственном университете (MW), Институте ботаники АН МНР (Улан-Батор, UBA). В эти же хранилища сдан на постоянное хранение документальный материал наших обследований 1989—1990 гг.

В камеральной обработке гербарных сборов, кроме авторов, приняли участие Т. В. Егорова (*Cyperaceae*), П. Ю. Жмылев (*Saxifraga*), В. С. Новиков (*Juncaceae*), А. К. Скворцов (*Salix, Epilobium*), Н. В. Фризен (*Caltha, Trollius*), Н. Н. Цвелев (*Poaceae, Taraxacum*). Авторы выражают им признательность.

В публикуемом списке видов сосудистых растений знаком «плюс» отмечены новинки для флоры Хэнтэйского флористического района, т. е. таксоны, не приводившиеся для Хэнтэя в «Определителе сосудистых растений Монголии» В. И. Грубова (1982). Звездочкой помечены названия растений, включенных в «Красную книгу МНР» (1987). Семейства в списке расположены по привычной для российских и монгольских ботаников системе Энглера.

Equisetaceae — 3 вида из 1 рода: *Equisetum arvense* L., *E. palustre* L., *E. pratense* Ehrh.

Polypodiaceae s. str. — 1 вид: *Polypodium sibiricum* Sipl. (*P. virginianum* auct. fl. Mong., non L.).

Aspidiaceae — 1 вид: *Dryopteris fragrans* (L.) Schott.

Athyriaceae — 2 вида из 2 родов: *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh, *Gymnocarpium jessoense* (Koidz.) Koidz. (*G. remote-pinnatum* auct. fl. Mong.).

Woodsiaceae — 1 вид: *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br.

Pinaceae — 4 вида из 3 родов: *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *P. sylvestris* L.

Cupressaceae — 2 вида из 1 рода: *Juniperus pseudosabina* Fisch. et Mey., *J. sibirica* Burgsd.

Ephedraceae — 2 вида из 1 рода: *Ephedra monosperma* C. A. Mey., +*E. sinica* Stapf.

Juncaginaceae — 2 вида из 1 рода: *Triglochin maritimum* L., *T. palustre* L.

Poaceae (*Gramineae*) — 51 вид из 24 родов: *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. s. l., *A. repens* (L.) Beauv. (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), *Agrostis clavata* Trin., *A. mongholica* Roshev., *A. trinii* Turcz., *Alopecurus brachystachyus* Bieb., +*A. turczaninovii* Nikiforova (*A. alpinus* auct. fl. Mong., non Smith), *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (*Bromus inermis* Leys.), *B. sibirica* (Drob.) Peschkova (*Bromus pumpellianus* auct., non Scribn.), *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm., *C. macilenta* (Griseb.) Litv., *C. macrolepis* Litv., *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *C. obtusata* Trin., *C. purpurea* (Trin.) Trin., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Deschampsia sukatschewii* (Popl.) Roshev., *Elymus chinensis* (Trin.) Keng (*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.), *E. confusus* (Roshev.) Tzvel., +*E. dahuricus* Turcz. ex Griseb., *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel., +*E. praecaespitosus* (Nevski) Tzvel., *E. sibiricus* L., *Festuca kryloviana* Reverd., *F. lenensis* Drob., *F. ovina* L., *F. rubra* L., *F. sibirica* Hack. ex Boiss., *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom., *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag., *Hierochloë glabra* Trin., *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, +*H. roshevitzii* Bowden, *Koeleria cristata* (L.) Pers. s. l. (incl. *K. macrantha* (Ledeb.) Schult.), *Melica virgata* Turcz. ex Trin., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Poa attenuata* Trin., *P. botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom.,

P. nemoralis L., *P. palustris* L., *P. pratensis* L., *P. sibirica* Roshev., *P. stepposa* (Kryl.) Roshev., *P. subfastigiata* Trin. (*Arctopoa subfastigiata* (Trin.) Probatova), *Stipa confusa* Litv., *S. krylovii* Roshev., *S. sibirica* (L.) Lam., *Trisetum sibiricum* Rupr.

Cyperaceae — 32 вида из 4 родов: *Carex amgunensis* Fr. Schmidt, *C. caespitosa* L., *C. cinerea* Poll. (*C. canescens* auct. fl. Mong., non L.), *C. curaica* Kunth, *C. dichroa* Freyn, *C. duriuscula* C. A. Mey., *C. globularis* L., *C. iljinii* V. Krecz., *C. korshinskyi* Kom., *C. lanceolata* Boott, *C. ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev., *C. loliacea* L., *C. macroura* Meinsh., *C. media* R. Br., *C. norvegica* Retz., *C. obtusata* Liljebl., *C. orbicularis* Boott, +*C. ovalis* Good. (*C. leporina* auct. fl. Mong., non L.), *C. pallida* C. A. Mey., *C. pediformis* C. A. Mey., *C. rhynchophysa* C. A. Mey., *C. rupestris* Bell. ex All., *C. sabynensis* Less. ex Kunth, *C. schmidtii* Meinsh., *C. supermascula* V. Krecz., *C. tenuiflora* Wahlenb., +*C. tomentosa* L., +*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. (*E. intersita* Zinserl.), *Eriophorum brachyantherum* Trautv. et Mey., *E. polystachyon* L., *Kobresia filifolia* (Turcz.) Clarke, *K. myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. (*K. bellardii* (All.) Degl.).

Juncaceae — 6 видов из 2 родов: *Juncus leucochlamis* Zing. ex V. Kercz., *J. salsuginosus* Turcz. ex E. Mey., *J. triglumis* L., *Luzula rufescens* Fisch. ex E. Mey., *L. sibirica* V. Krecz., *L. sibirica* × *L. frigida* (Buchenau) Sam.

Liliaceae s. str. — 4 вида из 4 родов: *Hemerocallis minor* Mill., *Lilium pumilum* Delile, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce.

Alliaceae — 13 видов из 1 рода: **Allium altaicum* Pall., *A. amphibolum* Ledeb., *A. anisopodium* Ledeb., *A. bidentatum* Fisch. ex Prokh., *A. leucocephalum* Turcz. ex Ledeb., *A. maximowiczii* Regel, *A. prostratum* Trev., *A. ramosum* L. (*A. odorum* L.), *A. schoenoprasum* L., *A. cenescens* L. s. l., *A. strictum* Schrad., +*A. tenuissimum* L., *A. victorialis* L.

Asparagaceae — 1 вид: *Asparagus dahuricus* Fisch. ex Link.

Iridaceae — 5 видов из 1 рода: *Iris flavissima* Pall., *I. lactea* Pall. s. l., *I. potaninii* Maxim., *I. ruthenica* Ker-Gawl., *I. tigridia* Bunge.

Orchidaceae — 7 видов из 7 родов: *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm., **Corallorhiza trifida* Chatel., *Dactylorhiza salina* (Turcz. ex Lindl.) Soó (*Orchis salina* Turcz. ex Lindl.), **Goodyera repens* (L.) R. Br., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (*Microstylis monophyllos* (L.) Lindl.), **Neottia camtschatea* (L.) Reichenb. fil., *Spiranthes amoena* (Bieb.) Spreng.

Salicaceae — 10 видов из 2 родов: *Populus suaveolens* Fisch., *P. tremula* L., *Salix bebbiana* Sarg., *S. berberifolia* Pall., *S. coesia* Vill., *S. divaricata* Pall., *S. kochiana* Trautv., *S. rhamnifolia* Pall., *S. schwerinii* E. Wolf, *S. taraikensis* Kimura.

Betulaceae — 6 видов из 2 родов: +*Betula alba* L. (*B. pubescens* Ehrh.), *B. fruticosa* Pall., *B. fusca* Pall. ex Georgi, *B. hippolytii* Sukacz., *B. platyphylla* Sukacz. (*B. pendula* Roth), *B. rotundifolia* Spach.

Ulmaceae — 1 вид: *Ulmus pumila* L.

Urticaceae — 2 вида из 2 родов: *Parietaria micrantha* Ledeb., *Urtica angustifolia* Fisch. ex Hornem.

Santalaceae — 2 вида из 1 рода: *Thesium refractum* C. A. Mey., *T. repens* Ledeb.

Polygonaceae — 14 видов из 4 родов: *Koenigia islandica* L., *Polygonum alopecuroides* Turcz. ex Meissn., *P. alpinum* All. s. str., *P. angustifolium* Pall., *P. aviculare* L. s. l., *P. chaneyi* B. Fedtsch. ex Steward. (*P. alpinum* auct. fl. Mong. p. p.), *P. divaricatum* L., *P. lapathifolium* L., *P. viviparum* L., *Rheum undulatum* L., *Rumex acetosa* L., *R. acetosella* L., *R. gmelinii* Turcz. ex Ledeb., *R. thyrsiflorus* Fingerh.

Chenopodiaceae — 8 видов из 4 родов: *Axyris amaranthoides* L., *A. hybrida* L., *A. prostrata* L., *Chenopodium album* L., +*C. glaucum* L., +*Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Salsola australis* R. Br. (*S. pestifer* Nels.), *S. collina* Pall.

Caryophyllaceae — 23 вида из 9 родов: *Arenaria capillaris* Poir., *Cerastium arvense* L., *C. cerastoides* (L.) Britt., *C. pauciflorum* Stev. ex Ser., *C. vulgatum* L., *Dianthus superbus* Fisch. ex Link, *D. versicolor* Fisch. ex Link, *Lychnis sibirica* L., *Melandrium apetalum* (L.) Fenzl, *M. apricum* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Rohrb., *M. brachypetalum* (Hornem.) Fenzl, *Minuartia verna* (L.) Hiern., *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl, +*Silene chamarensis* Turcz., *S. jenisseensis* Willd., *S. repens* Patr., *Stellaria cherleriae* (Fisch. ex Ser.) F. Williams, *S. crassifolia* Ehrh., *S. dichotoma* L., *S. graminea* L., *S. longifolia* Muehl. ex Willd. (*S. diffusa* Willd. ex Schlecht.), +*S. media* (L.) Vill., *S. palustris* Retz.

Ranunculaceae — 33 вида из 12 родов: *Aconitum baicalense* Turcz. ex Rapaics (*A. czekanovskyi* Steinb.), *A. barbatum* Pers., +*A. glandulosum* Rapaics, *A. septentrionale* Koelle, *A. turczaninowii* Worosch., *Actaea erythrocarpa* Fisch., *Anemone crinita* Juz., *A. sylvestris* L., *Aquilegia sibirica* Lam., +*A. turczaninovii* R. Kam. et Gubanov (*A. leptoceras* Fisch. et Mey. 1837, non Nutt. 1834), *Atragene sibirica* L., +*Caltha membranacea* (Turcz.) Schipcz., *C. natans* Pall. ex Georgi, *C. palustris* L., *Cimicifuga foetida* L., *Delphinium grandiflorum* L., *Pulsatilla ambigua* (Turcz. ex G. Pritz.) Juz., *P. bungeana* C. A. Mey. s. str., *P. flavescens* (Zucc.) Juz., *P. tenuiloba* (Turcz.) Juz., *P. turczaninovii* Kryl. et Serg., *Ranunculus gmelinii* DC., +*R. natans* C. A. Mey., *R. pedatifidus* Smith, *R. propinquus* C. A. Mey. (*R. japonicus* auct., non Thunb.), *R. pulchellus* C. A. Mey., *R. radicans* C. A. Mey., *Thalictrum foetidum* L., *T. minus* L., *T. petaloideum* L., *T. simplex* L., *Trollius asiaticus* L., +*T. kytmanovii* Reverd.

Berberidaceae — 1 вид: *Berberis sibirica* Pall.

Hypecoaceae — 1 вид: *Hypecoum erectum* L. (*Chiazospermum erectum* (L.) Bernh.).

Papaveraceae s. str. — 4 вида из 2 родов: *Chelidonium majus* L., *Papaver croceum* Ledeb., *P. nudicaule* L., *P. rubro-aurantiacum* (Fisch. ex DC.) Lundstr.

Fumariaceae — 1 вид: *Corydalis sibirica* (L. fil.) Pers.

Brassicaceae (*Cruciferae*) — 22 вида из 15 родов: *Alyssum lenense* Adams, *A. obovatum* (C. A. Mey.) Turcz., *Arabis hirsuta* (L.) Scop., *A. pendula* L., *Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb., *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Dontostemon integrifolius* (L.) C. A. Mey., *Draba eriopoda* Turcz. ex Ledeb., *D. lanceolata* Royle, *D. nemorosa* L., *Erysimum cheiranthoides* L., *E. flavum* (Georgi) Bobr., +*Isatis costata* C. A. Mey., +*Lepidium densiflorum* Schrad., *Ptilotrichum canescens* (DC.) C. A. Mey., *P. tenuifolium* (Steph. ex Willd.) C. A. Mey., *Rorippa palustris* (L.) Bess. (*R. islandica* auct. fl. Mong., non Borb.), *Sisymbrium heteromallum* C. A. Mey., *Stevenia cheiranthoides* DC., *Thlaspi arvense* L., *T. cochleariforme* DC.

Crassulaceae — 6 видов из 3 родов: *Orostachys fimbriata* (Turcz.) Berger, *O. malacophylla* (Pall.) Fisch., *O. spinosa* (L.) C. A. Mey., **Rhodiola rosea* L., *Sedum aizoon* L., *S. purpureum* (L.) Schult.

Saxifragaceae s. str. — 4 вида из 2 родов: *Chrysosplenium sedakowii* Turcz., +*Saxifraga caulescens* Sipl., *S. cernua* L., *S. spinulosa* Adams s. str.

Parnassiaceae — 1 вид: *Parnassia palustris* L.

Grossulariaceae — 4 вида из 2 родов: *Grossularia acicularis* (Smith) Spach, *Ribes altissimum* Turcz. ex Pojark., *R. diacantha* Pall., *R. pulchellum* Turcz.

Rosaceae — 42 вида из 17 родов: *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Amygdalus pedunculata* Pall., *Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge, *C. erecta* (L.) Bunge, *Cotoneaster melanocarpus* Lodd., +*C. mongolicus* Pojark., *C. uniflorus* Bunge, *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. (*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz), *Dryas oxyodonta* Juz., *Filipendula palmata* (Pall.) Maxim., *Fragaria orientalis* Losinsk., *Geum aleppicum* Jacq., *Padus asiatica* Kom., *Potentilla acaulis* L., *P. acervata* Sojak (*P. nudicaulis* auct., non Willd. ex Schlecht.), *P. anserina* L., *P. bifurca* L., *P. conferta* Bunge, *P. flagellaris* Willd. ex Schlecht., *P. longifolia* Willd. ex Schlecht. (*P. viscosa* Donn ex Lehm.), *P. multifida* L. s. str., *P. nivea* L., *P. pensylvanica*

L. (*P. strigosa* Pall. ex Pursh), *P. sanguisorba* Willd. ex Schlecht., *P. sericea* L., *P. tanacetifolia* Willd. ex Schlecht., +*P. tergemina* Sojak (*P. multifida* auct., non L.), *Rosa acicularis* Lindl., *R. oxyacantha* Bieb., *Rubus arcticus* L., *R. humilifolius* C. A. Mey., *R. sachalinensis* Levl., *R. saxatilis* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz., *Sorbus sibirica* Hedl., *Spiraea alpina* Pall., *S. aquilegifolia* Pall., *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess., +*S. hypericifolia* L., *S. media* Franz Schmidt, *S. salicifolia* L.

Fabaceae (*Leguminosae*) — 42 вида из 12 родов: *Astragalus adsurgens* Pall., +*A. bifidus* Turcz., +*A. danicus* Retz., *A. frigidus* (L.) A. Gray, *A. fruticosus* Pall., *A. inopinatus* Boriss., *A. laguroides* Pall., *A. melilotoides* Pall., *A. membranaceus* Bunge, +*A. pseudochorinensis* Ulzij. (*A. chorinensis* auct. fl. Mong., non Bunge), *Caragana microphylla* Lam. s. l., *C. pygmaea* (L.) DC., *Hedysarum alpinum* L., *H. inundatum* Turcz., *Lathyrus humilis* Fisch. ex DC., *L. palustris* L., *L. pratensis* L., *Medicago falcata* L., +*M. lupulina* L., *M. ruthenica* (L.) Trautv. (*Turukhania ruthenica* (L.) N. S. Pavlova), +*Melilotus dentatus* (Waldst. et Kit.) Pers., *Oxytropis ambigua* (Pall.) DC., *O. deflexa* (Pall.) DC., *O. filiformis* DC., *O. glabra* (Lam.) DC., +*O. grandiflora* (Pall.) DC., *O. myriophylla* (Pall.) DC., *O. nitens* Turcz., *O. oxyphylla* (Pall.) DC., *O. pseudoglandulosa* Gontsch. ex Grub., +*O. salina* Vass., *Thermopsis dahurica* Czefr., +*T. sibirica* Czefr., *Trifolium eximium* Steph. ex DC., *T. lupinaster* L. (*Lupinaster pentaphyllus* Moench), *Vicia amoena* Fisch., *V. baicalensis* (Turcz.) B. Fedtsch., *V. cracca* L., *V. megalotropis* Ledeb., *V. multicaulis* Ledeb., *V. unijuga* A. Br., *V. venosa* (Willd. ex Link) Maxim.

Geraniaceae — 7 видов из 1 рода: +*Geranium albiflorum* Ledeb., *G. eriostemon* Fisch., *G. pratense* L., *G. pseudosibiricum* J. Mayer, *G. sibiricum* L., *G. transbaicalicum* Serg., *G. vlassovianum* Fisch. ex Link.

Linaceae — 1 вид: *Linum sibiricum* Turcz.

Rutaceae — 1 вид: *Haplophyllum dauricum* (L.) G. Don fil.

Polygalaceae — 3 вида из 1 рода: *Polygala hybrida* DC., *P. sibirica* L., *P. tenuifolia* Willd.

Euphorbiaceae — 2 вида из 1 рода: *Euphorbia discolor* Ledeb., +*E. esula* L.

Empetraceae — 1 вид: *Empetrum sibiricum* V. Vassil.

Violaceae — 6 видов из 1 рода: *Viola arenaria* DC., *V. biflora* L., *V. brachyceras* Turcz., *V. dissecta* Ledeb.; *V. gmeliniana* Schult., *V. uniflora* L.

Thymelaeaceae — 1 вид: *Stellera chamaejasme* L.

Onagraceae — 3 вида из 2 родов: *Chamerion angustifolium* (L.) Holub (*Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop.), +*Epilobium davuricum* Fisch. ex Hornem., *E. palustre* L.

Hippuridaceae — 1 вид: *Hippuris vulgaris* L.

Apiaceae (*Umbelliferae*) — 18 видов из 12 родов: *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch., *Bupleurum bicaule* Helm., *B. pusillum* Kryl. (*B. bicaule* var. *pusillum* (Kryl.) Gubanov), *B. scorzonerifolium* Willd., *Carum buriaticum* Turcz., *C. carvi* L., *Cicuta virosa* L., *Cnidium davuricum* (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et Mey., *Conioselinum tataricum* Hoffm., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Peucedanum baicalense* (Redow. ex Willd.) Koch (*Kitagawia baicalensis* (Redow. ex Willd.) M. Pimen.), *P. hystrix* Bunge, *P. vaginatum* Ledeb., *Phlojodicarpus sibiricus* (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol., *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Seseli condensatum* (L.) Reichenb. (*Libanotis condensata* (L.) Crantz), *S. seseloides* (Turcz.) Hiroe (*Libanotis seseloides* Turcz.).

Pyrolaceae — 3 вида из 2 родов: *Orthilia obtusata* (Turcz.) Jurtz., *Pyrola incarnata* (DC.) Freyn, *P. rotundifolia* L.

Ericaceae — 3 вида из 3 родов: *Ledum palustre* L., *Rhododendron dauricum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.

Primulaceae — 10 видов из 4 родов: +*Androsace dasyphylla* Bunge, *A. filiformis* Retz., *A. gmelinii* (Gaertn.) Roem. et Schult., *A. incana* Lam., *A. lactiflora*

Pall., *A. septentrionalis* L., *Glaux maritima* L., *Primula farinosa* L., *P. nutans* Georgi, *Trientalis europaea* L.

Limoniaceae (*Plumbaginaceae* p. p.) — 2 вида из 2 родов: *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Limonium flexuosum* (L.) O. Kuntze.

Gentianaceae — 12 видов из 3 родов: *Gentiana acuta* Michx., +*G. aquatica* L., *G. azurea* Bunge, *G. barbata* Froel., *G. decumbens* L. fil., *G. leucomelaena* Maxim., *G. macrophylla* Pall., *G. pseudoaquatica* Kusn., *G. squarrosa* Ledeb., *Halenia corniculata* (L.) Cornaz, *Lomatogonium carinthiacum* (Wulf.) Reichenb., *L. rotatum* (L.) Fries ex Fern.

Asclepiadaceae — 1 вид: +*Cynoctonum purpureum* (Pall.) Pobed.

Convolvulaceae — 2 вида из 1 рода: *Convolvulus ammanii* Desr., *C. arvensis* L. s. l.

Polemoniaceae — 1 вид: *Polemonium racemosum* (Regel) Kitam.

Boraginaceae — 10 видов из 6 родов: *Amblynotus rupestris* (Pall. ex Georgi) M. Pop. ex Serg., *Eritrichium pauciflorum* (Ledeb.) DC., *E. villosum* (Ledeb.) Bunge, +*Hackelia deflexa* (Wahlenb.) Opiz, *Lappula intermedia* (Ledeb.) M. Pop., +*L. redowskii* (Hornem.) Greene (*L. anisocantha* (Turcz.) Guerke), +*L. squarrosa* (Retz.) Dum. (*L. myosotis* Moench), *Mertensia davurica* (Pall. ex Sims) G. Don fil., *Myosotis suaveolens* Waldst. et Kit., *M. sylvatica* Ehrh. ex Goffm.

Verbenaceae — 1 вид: **Caryopteris mongolica* Bunge.

Lamiaceae (*Labiatae*) — 13 видов из 10 родов: *Dracocephalum foetidum* Bunge, *D. grandiflorum* L., *D. nutans* L., *Galeopsis bifida* Boenn., +*Lagopsis supina* (Steph. ex Willd.) Ik.-Gal., *Lamium album* L., +*Lophanthus chinensis* (Rafin.) Benth., *Panzeria lanata* (L.) Bunge, *Phlomoides tuberosa* (L.) Moench (*Phlomis tuberosa* L.), *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank, *Thymus baicalensis* Serg., *T. gobicus* Tschern.

Solanaceae — 1 вид: *Hyoscyamus niger* L.

Scrophulariaceae — 21 вид из 8 родов: +*Cymbaria daurica* L., *Euphrasia hirtella* Jord. ex Reut., *E. pectinata* Ten. (*E. tatarica* Fisch. ex Spreng.), *Linaria acutiloba* Fisch. ex Reichenb., *L. buriatica* Turcz. ex Ledeb., *Odontites vulgaris* Moench (*O. rubra* (Baumg.) Opiz), *Pedicularis flava* Pall., *P. labradorica* Wirsing, *P. myriophylla* Pall., *P. resupinata* L., *P. rubens* Steph. ex Willd., *P. striata* Pall., *P. uliginosa* Bunge, *P. verticillata* L., *Rhinanthus songaricus* (Sterneck) B. Fedtsch., +*Scrophularia incisa* Weinm., *Veronica incana* L., +*V. laeta* Kar. et Kir., *V. linariifolia* Pall. ex Link, *V. longifolia* L., +*V. pinnata* L.

Plantaginaceae — 2 вида из 1 рода: *Plantago depressa* Willd., *P. major* L.

Rubiaceae — 5 видов из 1 рода: *Galium boreale* L., *G. songaricum* Schrenk, *G. spurium* L. (incl. *G. vaillantii* DC.), *G. verum* L.

Caprifoliaceae — 3 вида из 3 родов: *Linnaea borealis* L., *Lonicera altaica* Pall. ex DC., *Sambucus manshurica* Kitag.

Adoxaceae — 1 вид: *Adoxa moschatellina* L.

Valerianaceae — 3 вида из 2 родов: *Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr., *P. sibirica* (L.) Juss., **Valeriana alternifolia* Ledeb. (*V. officinalis* L. p. p.).

Dipsacaceae — 1 вид: *Scabiosa comosa* Fisch. ex Roem. et Schult.

Campanulaceae — 4 вида из 2 родов: *Adenophora crispata* (Korsh.) Kitag., *A. stenanthina* (Ledeb.) Kitag., *Campanula glomerata* L., *C. turczaninovii* Fed.

Asteraceae (*Compositae*) — 72 вида из 33 родов: *Achillea asiatica* Serg., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Arctogeron gramineum* (L.) DC., *Artemisia adamsii* Bess., *A. annua* L., *A. commutata* Bess., *A. dolosa* Krasch., *A. dracunculus* L., *A. frigida* Willd., *A. glauca* Pall. ex Willd., *A. gmelinii* Web. ex Stechm., *A. integrifolia* L., *A. laciniata* Willd., *A. macrocephala* Jacq., *A. medioxima* Krasch. ex Poljak., *A. mongolica* (Bess.) Fisch. ex Nakai, *A. palustris* L., *A. rutifolia* Steph. ex Spreng., *A. scoparia* Waldst. et Kit., *A. sericea* Web. ex Stechm., *A. tanacetifolia* L., *Aster alpinus* L. s. l., *Cacalia hastata* L., *Cirsium esculentum* (Siev.) C. A. Mey., *Crepis bungei* Ledeb., *C. crocea* (Lam.) Babc., *Dendranthema mongolicum* (Ling) Tzvel.,

D. zawadskii (Herbich) Tzvel., *Echinops latifolius* Tausch., *Erigeron acer* L. (*E. acris* L.), *E. flaccidus* (Bunge) Botsch., *E. lonchophyllus* Hook., *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam., *Galatella dahurica* DC., *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., +*H. biennis* (Ledeb.) Tamamsch., *H. hispidus* (Thunb.) Less., *Hieracium umbellatum* L., *Inula britannica* L., *Lactuca sibirica* (L.) Benth. ex Maxim., *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., *Leontopodium campestre* (Ledeb.) Hand.-Mazz. (*L. ochroleucum* Beauverd var. *campestre* (Ledeb.) Grub.), *L. conglobatum* (Turcz.) Hand.-Mazz. (*L. ochroleucum* var. *conglobatum* (Turcz.) Grub.), *L. leontopodioides* (Willd.) Beauverd, *Ligularia sibirica* (L.) DC., *Neopallasia pectinata* (Pall.) Poljak. (*Artemisia pectinata* Pall.), +*Picris hieracioides* L., *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. (*Leuzea uniflora* (L.) Holub), +*Saussurea amara* (L.) DC., *S. baicalensis* (Adams) Robins, *S. parviflora* (Poir.) DC., *S. salicifolia* (L.) DC., *Scorzonera austriaca* Willd., *S. radiata* Fisch., +*Senecio ambraceus* Turcz. ex DC., *S. congestus* (R. Br.) DC. (*S. arcticus* Rupr.), *S. erucifolius* L., *S. integrifolius* (L.) Clairv. (*S. campester* (Retz.) DC.), *S. nemorensis* L., *Serratula centauroides* L., *S. marginata* Tausch, *Solidago dahurica* Kitag., *Sonchus arvensis* L., *Tanacetum vulgare* L., +*Taraxacum bicorne* Dahlst., +*T. ceratophorum* (Ledeb.) DC., *T. leucanthum* (Ledeb.) Ledeb., +*T. longicorne* Dahlst., *T. officinale* Wigg., *Tragopogon trachycarpus* S. Nikit., +*Youngia tenuicaulis* (Babc. et Stebb.) Czer., *Y. tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebb.

Примечание. В. И. Грубов в номенклатурных изменениях не принимал участия.

Таким образом, к настоящему времени на хр. Богдо-Ула зарегистрировано 579 видов сосудистых растений, относящихся к 259 родам и 69 семействам. Это составляет более 1/5 всей флоры Внешней Монголии. Для столь небольшой территории заповедника флора его довольно богата. Связано это с разнообразием элементарных ландшафтов. Но все же следует отметить, что флора заповедника, территория которого приближается по площади выявления к «конкретным флорам» в понимании А. И. Толмачева, несколько обеднена и прежде всего за счет луговых, лугово-болотных и водных растений, поскольку ландшафты пойм и террас долин горных рек в заповеднике отсутствуют. Поэтому считать эту флору элементарной естественной флорой нельзя.

Особенно же важно подчеркнуть, что во флоре заповедника вполне отражено пограничное положение Богдо-Улы в системе природного районирования. Хэнтэйское нагорье в целом — регион горно-таежный и южносибирский. Флора заповедника имеет многие характерные элементы южносибирской горной тайги (*Picea obovata, Pinus sibirica, Allium victoralis, Rubus humulifolius* и др.). Основные пропорции состава семейств флоры также южносибирские. В первую десятку их входят: *Asteraceae* (12.5% состава флоры), *Poaceae* (8.8), *Fabaceae* (7.3), *Rosaceae* (7.3), *Ranunculaceae* (5.7), *Cyperaceae* (5.4), *Caryophyllaceae* (4.0), *Brassicaceae* (3.8), *Scrophulariaceae* (3.6), *Apiaceae* (3.1%).

Однако Хэнтэй в пределах МНР и России почти полностью (кроме северо-восточного участка) окружен территориями Монголо-Дауро-Маньчжурского региона, более богатыми и оригинальными по составу флоры. Во флоре Богдо-Улы представлены многие монголо-даурские элементы: *Elymus chinensis, Carex korshinskyi, Allium bidentatum, Polygonum divaricatum, Thalictrum petaloideum, Ribes pulchellum, Haplophyllum dahuricum, Scabiosa comosa, Filifolium sibiricum* и др. Численно они даже преобладают над таежными элементами.

Отметим и то, что во флоре заповедника представлены некоторые элементы, основной ареал которых расположен южнее: *Ephedra sinica, Amygdalus pedunculata, Caryopteris mongolica, Cynoctonum purpureum*. Есть во флоре Богдо-Улы и ряд более редких видов с дизъюнктивными ареалами (*Trollius kytmanovii, Chrysosplenium sedakovii, Thymus baicalensis*), которые отражают сложную историю ее формирования на рубежах разных по генезису континентальных азиатских флор. Следует отметить, что в составе флоры заповедника есть ряд

видов, которые являются редкими на всей территории Монголии: *Aquilegia turczaninovii, Clausia aprica, Galium songaricum*, эндемичный северомонгольский *Astragalus pseudochorinensis*, субэндемичный редкий *Dendranthema mongolicum*.

В целом флора сосудистых растений заповедника, и особенно ее более редкие элементы, — один из важнейших компонентов природы данной территории, что оправдывает ее статус заповедника. Около десятка видов, произрастающих в заповеднике, включены в «Красную книгу МНР» (1987). Нам представляется, что из числа сосудистых растений флоры Богдо-Улы в «Красную книгу МНР» следует включить также такие особо редкие и заслуживающие специальной охраны виды, как *Juniperus pseudosabina, Iris tigridia, Aquilegia turczaninovii, Clausia aprica, Astragalus pseudochorinensis, Galium songaricum, Dendranthema mongolicum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 442 с. — *Красная* книга МНР (на монгол. яз.). Улан-Батор, 1987. 182 с.

Институт ботаники АН МНР
Улан-Батор
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Получено 2 II 1993

УДК 001.8 : 581.9 (574.1)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 8

И. Н. Сафронова

О ФЛОРЕ МАНГЫШЛАКА [1]

I. N. SAFRONOVA. ON THE MANGISHLAK FLORA

Пустынная флора Мангышлака проанализирована по спектру семейств, количеству родов в семействах, роли представителей различных семейств в растительном покрове, жизненным формам растений, их отношению к эдафическим условиям. Приведены списки растений, границы ареалов (северные, южные, западные, восточные) которых проходят по территории Мангышлака. Дана экологическая характеристика 9 эндемичных видов. Указано распространение в регионе 6 видов, включенных в «Красную книгу Казахстана».

В настоящее время во флоре Мангышлака насчитывается 616 видов (Сафронова, 1992), относящихся к 285 родам из 65 семейств.

Как известно, для региональных флор Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области наиболее характерны такие семейства, как *Chenopodiaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Poaceae* и *Fabaceae* (Прозоровский, 1940; Коровин, 1961; Лавренко, 1962; Родин, 1963; Толмачев, 1970; Камелин, 1973, 1990; Пратов, 1987). Флора Мангышлака принадлежит к типично пустынным флорам, так как на долю именно этих 5 семейств приходится более половины ее состава (табл. 1).

Обычными для пустынных флор являются и следующие по значимости во флоре региона 5 семейств: *Boraginaceae, Caryophyllaceae, Scrophulariaceae, Polygonaceae, Lamiaceae*. Спектр этих семейств отличается от такового в других регионах (табл. 2). Данное различие объясняется своеобразием природных условий каждой территории. Так, например, наличие большого числа видов из семейств

[1] Исследования автора по флоре Мангышлака поддержаны Фондом Дж. Сороса и Академией естественных наук России.

ТАБЛИЦА 1

Крупнейшие семейства флоры Мангышлака

Семейства	Число видов	% от общего числа видов	Число родов	% от общего числа родов
Chenopodiaceae	91	14.8	29	10.2
Asteraceae	78	12.6	32	11.2
Brassicaceae	62	10.0	34	11.9
Poaceae	60	9.7	35	12.3
Fabaceae	42	6.8	16	5.6
Boraginaceae	29	4.7	15	5.3
Caryophyllaceae	22	3.6	10	3.5
Scrophulariaceae	20	3.2	6	2.1
Polygonaceae	18	2.9	5	1.7
Lamiaceae	13	2.1	11	3.8
Всего в 10 семействах	435	70.4	193	67.6

ТАБЛИЦА 2

Место 10 ведущих семейств флоры Мангышлака в некоторых других аридных флорах (в числителе дроби — число видов, в знаменателе — % от общего числа видов каждой флоры)

Семейства	Пустыни Мангышлака	Пустыни Средней Азии и Южного Казахстана (Коровин, 1961)	Пустыни Северо-Западного Устюрта (Сарыбаев, Сапаров, 1977)	Пустыни плато Бетпакдала (Рубцов, 1946)	Пустыни Юго-Западного Туркменистана (Бердыев, 1987)	Гобийские пустыни МНР (Рачковская, 1989)
Chenopodiaceae	91/14.8	256/16.0	90/21.1	73/16.0	73/13.9	72/18.1
Asteraceae	77/12.6	160/12.0	52/12.2	48/10.6	61/11.7	80/20.1
Brassicaceae	62/10.0	96/6.0	46/10.8	40/8.8	51/9.7	29/7.3
Poaceae	60/9.7	63/4.0	36/8.5	51/11.3	68/13.0	25/6.3
Fabaceae	42/6.8	148/9.0	27/6.7	29/6.4	36/7.0	34/8.5
Boraginaceae	29/4.7	—	21/4.9	13/2.9	15/2.8	20/5.0
Caryophyllaceae	22/3.6	—	12/2.8	16/3.5	19/3.0	—
Scrophulariaceae	20/3.2	—	—	18/4.0	—	—
Polygonaceae	18/2.9	58/3.6	10/2.3	10/2.2	12/2.3	—
Lamiaceae	13/2.1	—	—	—	—	11/2.5
Всего в 10 семействах	434/70.4	781/50.6	294/69.3	298/65.7	335/63.4	271/67.8
Всего во флоре	616/100	1600/100	426/100	453/100	525/100	402/100

ТАБЛИЦА 3

Крупные роды флоры Мангышлака

Роды	Число видов	% от общего числа видов в соответствующем семействе во флоре Мангышлака	Роды	Число видов	% от общего числа видов в соответствующем семействе во флоре Мангышлака
Astragalus	19	45.2	*Lappula*	7	25.0
Artemisia	18	23.4	*Allium*	6	100.0
Salsola	15	16.5	*Polygonum*	6	33.3
Veronica	10	50.0	*Anabasis*	6	6.6
Suaeda	9	9.9	*Gypsophila*	6	26.6
Strigosella	9	14.5	*Matthiola*	6	9.7
Lepidium	8	12.9	*Scorzonera*	6	7.8
Euphorbia	8	72.7	*Rumex*	5	2.8
Tamarix	8	88.9	*Corispermum*	5	5.5
Stipa	7	11.7	*Petrosimonia*	5	5.5
Atriplex	7	7.7	*Verbascum*	5	25.0
Climacoptera	7	7.7	*Taraxacum*	5	6.5
Zygophyllum	7	63.6	*Tragopogon*	5	6.5

Caryophyllaceae, *Scrophulariaceae* и *Lamiaceae* во флоре Мангышлака связан(прежде всего с расчлененностью рельефа территории, а разнообразие видов сем *Polygonaceae* увеличивается за счет видов рода *Calligonum*, приуроченных в своем распространении к песчаным массивам, которые на Мангышлаке занимаю: значительные площади.

В 10 перечисленных выше семейств входит 70% флоры данного региона остальные 30% относятся к 55 семействам, причем 34 из них включают в себя только по 1—3 вида, что составляет 9% от всей флоры.

Наибольшее количество родов насчитывается в первых 4 семействах (табл. 1). 39 семейств представлены одним родом. К наиболее крупным родам относятся 3 (табл. 3): *Astragalus* — один из крупнейших родов Средней Азии (Камелин, 1973), *Artemisia* (с представителями подрода *Seriphidium*) — род, особенно богатый видами в Ирано-Туранской пустынной подобласти (Лавренко, 1962), и *Salsola*, бóльшая часть видов которого — характернейшие представители флоры пустынных территорий Европы, Азии и Африки (Бочанцев, 1969).

К эдификаторам, доминантам и содоминантам растительных сообществ относится около 1/3 видов сем. *Chenopodiaceae*: *Anabasis aphylla, A. brachiata, A. salsa, Arthrophytum lehmannianum, Atriplex cana, Camphorosma lessingii, Ceratocarpus arenarius, C. utriculosus, Ceratoides papposa, Halocnemum strobilaceum, Halostahys caspica, Haloxylon aphyllum, H. persicum, Kalidium caspicum, Kochia prostrata, Nanophyton erinaceum, Salsola arbuscula, S. arbusculiformis, S. dendroides, S. gemmascens, S. orientalis, S. richteri, Halimocnemis sclerosperma*, виды родов *Suaeda, Petrosimonia*.

Такое же значение имеют виды сем. *Asteraceae* (примерно 1/3 видов): *Artemisia gurganica, A. halophila, A. kelleri, A. kemrudica, A. lerchiana, A. lessingiana, A. marschalliana, A. santolina, A. terrae-albae, A. tschernieviana, Centaurea squarrosa, Cousinia onopordioides, Inula multicaulis, Jurinea persimilis, Hyalea pulchella, Koelpinia linearis, Lactuca undulata, Lagoseris aralensis, Scorzonera pusilla, S. sericeo-lanata, Senecio noeanus, Tanacetum santolina, Tragopogon ruber*.

Виды сем. *Brassicaceae* (около 1/3 видов, в основном однолетние) обильны в составе сообществ: *Alyssum turkestanicum, Camelina sylvestris, Chorispora tenella, Crambe edentula, Descurainia sophia, Diptychocarpus strictus, Lepidium perfoliatum, Leptaleum filifolium, Matthiola robusta, Meniocus linifolius, Pachypterigium*

multicaule, Strigosella africana, S. brevipes, S. scorpioides, Syrenia siliculosa, Tetracme quadricornis, Torularia torulosa.

15 видов сем. *Poaceae* (или 1/4 их числа) являются содоминирующими растениями в составе сообществ: *Achnatherum caragana, A. splendens, Aeluropus littoralis, Agropyron fragile, Anisantha tectorum, Bothriochloa ischaemum, Catabrosella humilis, Eremopyrum orientale, Leymus racemosus, Phragmites australis, Poa bulbosa, Puccinellia distans, Stipa caspia, S. sareptana, Stipagrostis pennata.* 3 вида из перечисленных иногда доминируют в ценозах: *Poa bulbosa* — на каменистых почвах, *Aeluropus littoralis* — на лугово-солончаковых почвах, *Eremopyrum orientale* — на глинистых.

Из 42 видов сем. *Fabaceae* 15 принадлежат к видам-содоминантам: *Alchagi pseudalchagi, Ammodendron eichwaldii, Astragalus ammodendron, A. erioceras, A. karakugensis, A. lasiophyllus, A. lehmannianus, A. oxyglottis, A. scabrisetus, A. tribuloides, A. turcomanicus, A. ustiurtensis, Caragana grandiflora, Trigonella arcuata, T. cancellata.* Очень характерны для растительности Мангышлака сообщества с доминированием *Caragana grandiflora.*

На основе существующих классификаций (Серебряков, 1962; Нечаева и др., 1973) проведен анализ состава флоры по основным жизненным формам (табл. 4). Преобладающая часть видов (264, или 43% от общего числа) относится к однолетним растениям, играющим значительную роль в растительном покрове региона. 247 видов, или 40% флоры, принадлежат к многолетним травянистым растениям, однако только небольшая их часть (около 1/5 от общего числа) обильна в составе сообществ. Полукустарничков, многие из которых являются ценозообразователями на Мангышлаке, насчитывается 48 видов (7.8%), полукустарников — 14 видов (2.1%), кустарников — 37 видов (6%). Полукустарники и кустарники входят в состав сообществ как доминирующие или как содоминирующие виды. Кустарничков насчитывается всего 3 вида. Деревья как жизненная форма естественной растительности в регионе отсутствуют: в список внесено 4 вида (*Populus italica, Morus alba, Elaeagnus angustifolia, E. oxycarpa*), бывших в культуре, которые в настоящее время встречаются у родников по ущельям Горного Мангышлака и чинкам п-ова Тюб-Караган.

Интересные данные получены в результате анализа флоры с точки зрения приуроченности видов к эдафическим условиям (табл. 5). Из этого анализа исключено 116 видов: это растения переувлажненных типов местообитаний (50 видов), водные (14), паразитирующие (6), сорные и культурные (46 видов). Остальные 500 видов разделены на 5 эдафотипов: аргиллофилы (произрастающие

ТАБЛИЦА 4

Распределение видов флоры Мангышлака по жизненным формам

Жизненная форма	Число видов	% от общего числа видов
Деревья	4	0.6
Кустарники	37	6.0
Кустарнички	3	0.5
Полукустарники	13	2.1
Полукустарнички	48	7.8
Многолетние травянистые растения	247	40.0
Однолетние растения	264	43.0
Всего	616	100.0

ТАБЛИЦА 5

Распределение видов флоры Мангышлака по эдафотипам

Эдафотипы	Число видов	% от общего числа видов флоры
Эвритопный	131	26.2
Аргиллофил	10	2.0
Псаммофил	83	16.5
Петрофил	158	31.6
Галофил	81	16.2
Петрофил и псаммофил	37	7.4
Всего	500	100.0

на суглинистых почвах), псаммофилы (приуроченные к песчаным почвам), петрофилы (связанные в своем распространении с каменистыми и щебнистыми почвами), галофилы (произрастающие на солончаковых и сильно солонцеватых почвах), эвритопные виды (произрастающие на почвах различного механического состава и разной степени щебнистости).

Наиболее многочисленны на Мангышлаке петрофилы (158 видов, или 31.6%) и эвритопные виды (131, или 26.2%); близки по количеству видов псаммофилы (83, или 16.5%) и галофилы (81, или 16.2%); 37 видов (6%) являются одновременно и петрофилами, и псаммофилами; только 10 видов (2%) относятся к аргиллофилам.

Основу флоры Мангышлака составляют виды, ареалы которых лежат в пределах области Древнего Средиземья. Они составляют около 80% видов. Остальные 20% флоры составляют космополиты и виды, имеющие голарктический или палеарктический ареал.

На территории Мангышлака пересекаются границы ареалов многих видов. Здесь проходит северная граница 43 видов:

Acanthophyllum brevibracteatum
Allium illiense
Amberboa nana
Ammodendron eichwaldii
Ammothamnus songoricus
Andrachne rotundifolia
Artemisia kelleri
A. kemrudica
A. sieberi
Astragalus turcomanicus
Bromus oxyodon
Dendrostellera olgae
D. turkmenorum
Ephedra strobilacea
Eremopyrum bonaepartis
Eremurus anisopterus
Erodium ciconium
Euphorbia sclerocyatium
Halothamnus turcomanicus
Jurinea derderioides
Lappula barbata
L. sinaica
Lepidium subcordatum
Loliolum subulatum
Rhamnus sintenisii
Salsola chiwensis
S. gemmascens
S. gossipina
S. kopetdagensis
S. praecox
S. richteri
Scorzonera raddeana
Stipagrostis karelinii
Strigosella stenopetala
Tamarix passerinoides
Taraxacum androssovii
Torularia dentata
Trisetaria cavanillesii
Tulipa sogdiana
Vulpia persica
Zygophyllum eichwaldii
Z. lehmannianum
Z. stenopterum

44 вида из заходящих на Мангышлак с севера достигают на его территории южного предела своего распространения:

Agropyron desertorum var. *dasyphyllum*
Anabasis truncata
Artemisia lerchiana
A. lessingiana
A. marschalliana
A. terrae-albae
A. tomentella
A. tschernieviana
Astragalus ankylotus
A. inderiensis
A. longipetalus
Atriplex cana
Echinops meyeri
E. ritro
Eremostachys tuberosa
Ewersmania subspinosa
Ferula nuda
Glycyrrhiza korshinskyi
Gypsophila linearifolia
Jurinea ewersmanii
Lagochilus acutilobus
Lathyrus incurvus
Leymus ramosus
Limonium caspicum
Matthiola fragrans
M. tatarica
Medicago caerulea
M. trautvetteri
Megacarpaea megalocarpa
Psathyrostachys juncea
P. lanuginosa
Puccinellia distans
Rheum tataricum
Rubia cretacea
Serratula erucifolia
Stipa capillata
S. lessingiana
S. sareptana
Suaeda physophora
Tanacetum achilleifolium
Taraxacum erythrospermum
T. marginifolius
Tragopogon ruber
Verbascum lichnitis

У 67 видов на Мангышлаке проходит западная граница ареала:

Acanthophyllum borszczowii
A. korolkowii
Anabasis ebracteolata
Artemisia songarica
Arthrophytum lehmannianum
Astragalus flexus
Atriplex dimorphostegia
Cardaria pubescens
Chamaesphacos ilicifolius
Climacoptera affinis
C. aralensis
C. kasakorum
Convolvulus erinaceus
Corispermum laxiflorum
C. lehmanianum
Crambe edentula
Cryptospora falcata
Cuminum setifolium
Dendrostellera stachyoides
Eremurus inderiensis
Euphorbia densa
E. turczaninovii
Ferula dubjanskyi
F. foetida
F. lehmanii
Galium verticillatum
Geranium transversale
Girgensohnia oppositifolia
Halimocnemis longifolia
Halogeton arachnoides
Heteroderis leicocephala
H. pusilla
Horaninovia ulicina
Hypecoum trilobium
Iljinia regelii
Iris songarica
Isatis minima
Jurinea derderioides
Kochia odontoptera
Koelpinia turanica
Lachnoloma lehmanii
Lagoseris aralensis
Lepidium sibiricum
Limonium myrianthum
Matthiola superba
Meristotropis triphylla
Nanophyton erinaceum
Nepeta saturejoides
Papaver litwinowii
P. pavoninum
Petrosimonia hirsutissima
P. sibirica
Salsola arbusculiformis
Sisymbrium subspinescens
Spirorhynchus sabulosus
Strigosella brevipes
S. circinnata
S. grandiflora
S. hispida
S. scorpioides
S. turkestanica
Suaeda acuminata
Tamarix elongata
Taraxacum bicorne
Tetracme recurvata
Tragopogon pseudomajor
Veronica tenuissima

Значительно меньше видов (только 10) имеют на Мангышлаке восточный предел распространения:

Andrachne telephioides
Artemisia tschernieviana
Convolvulus persicus
Corispermum nitidum
Delphinium puniceum
Fumana procumbens
Melica taurica
Silene cyri
Teucrium polium
Veronica amoena

Эндемичных видов во флоре Мангышлака всего 9: *Artemisia gurganica, Astragalus ustiurtensis, Crataegus ambigua, Gypsophila spathulifolia, Jurinea tenuiloba, Lappula* sp. (новый вид для науки), *Linaria leptoceras, Rubia cretacea, Stipa pseudocapillata.*

Полукустарничковая полынь *Artemisia gurganica* является эндемиком Мангышлака и Устюрта, но наибольшее разнообразие сообществ с ее участием — фитоценотический оптимум полынников из *A. gurganica* — наблюдается на Мангышлаке. Полынь гурганская широко распространена по всей территории региона и обычно выступает в качестве доминирующего или содоминирующего вида в сообществах. Она относится к эвритопным видам, однако наиболее часто встречается на каменисто-щебнистых малоразвитых почвах на склонах гор или на суглинистых почвах на равнинах. На п-ове Бузачи полынники из гурганской полыни приурочены к солонцам, на Центральномангышлакском и Киндерли-Каясанском плато — к такырам. На п-ове Тюб-Караган и в Западном Мангышлаке данная полынь встречается вместе с *Artemisia terrae-albae* и *A. lerchiana.*

К широко распространенным в регионе растениям относится еще один эндемик Мангышлака и Устюрта — *Astragalus ustiurtensis*. Как и *Artemisia gurganica*, данный вид относится к эвритопным, но в отличие от полыни предпочитает почвы облегченного механического состава — супесчаные, большей частью щебнистые. Как содоминант участвует в составе разнообразных сообществ: полынных (из *Artemisia terrae-albae, A. gurganica, A. lerchiana, A. kemrudica*), многолетнесолянковых (*Anabasis salsa, Arthrophytum lehmannianum, Nanophyton erinaceum*), петрофитных кустарниково-полукустарниковых. В отдельные годы аспектирует.

Эндемиком Мангышлака и Устюрта (его северной части), как и 2 предыдущих вида, является *Linaria leptoceras* — вид, часто (но не обильно) встречающийся на склонах хребтов Горного Мангышлака. В Восточном Мангышлаке он отмечен на связных песках в осоково-житняково-полынных (*Artemisia terrae-albae, Agropyron fragile, Carex physodes*) ценозах.

Единичные кусты *Crataegus ambigua* нередки по ущельям Западного и Восточного Каратау, есть они и в западной части Северного Актау (хр. Емды).

Stipa pseudocapillata отмечен только на плато Тюб-Караган и в Прикаратауской долине между хребтами Каскырджол и Восточный Каратау.

Rubia cretacea, Jurinea tenuiloba и *Gypsophila spathulifolia* относятся к эндемикам не только Мангышлака, но и всего Западного Казахстана. *Rubia cretacea* ранее не указывался для нашего региона. Этот вид редко встречается по трещинам известняков и мелов в Северном Актау, а также по каменистым ущельям в Западном Каратау в разреженных сообществах из *Artemisia gurganica.* 2 других вида известны нам только из литературы (Флора Казахстана, 1960, 1966; Иллюстрированный ..., 1969).

На Центральномангышлакском плато в полынниках из *Artemisia terrae-albae* и в Восточном Казахстане в биюргуновых (*Anabasis salsa*) ценозах участвует (очень редко) еще не описанный вид *Lappula* sp. nov.

6 видов флоры Мангышлака включены в «Красную книгу Казахстана» (1981): *Convolvulus persicus, Crataegus ambigua, Euphorbia sclerocyatium, Malacocarpus crithmifolius, Rubia cretacea, Salsola chiwensis.* Все они относятся к редким растениям региона. *Convolvulus persicus* встречается на песчаных пляжах к северу и к югу от г. Актау (бывший г. Шевченко). Во «Флоре Казахстана» (1958) для *Euphorbia sclerocyathium* приводится всего два местонахождения на Мангышлаке — впадина Каунды и пески Сенгиркум. Мы собрали этот вид и в других частях региона: в Южном Актау, Западном Мангышлаке, районе впадины Карагие, на Центральномангышлакском и Киндерли-Каясанском плато, во впадине Карынжарык. Он произрастает небольшими группами на каменистых и мелкоземисто-щебнистых склонах, на бозынгенах — сильно гипсоносных, очень маломощных почвах, реже — на песках и совсем редко — на суглинистых равнинах в биюргуновых (*Anabasis salsa*) сообществах. *Malacocarpus crithmifolius* приурочен к крупнокаменистым осыпям и каменистым склонам, сложенным известняками, в горах Актау и Каратау, на чинках впадины Карагие. Обычно он встречается в небольшом количестве, но в пределах г. Актау на обрывах мыса Мелового очень обилен. *Salsola chiwensis* собран Ф. Н. Русановым в 1926 г. на мергелистых склонах впадины Карамандыбас и Л. Е. Родиным в 1944 г. — на известняковых обрывах впадины Карагие. *Crataegus ambigua* и *Rubia cretacea* уже упоминались при рассмотрении эндемиков.

Заканчивая статью, подчеркнем, что мы не пытались дать полный анализ флоры Мангышлака, а остановились лишь на некоторых ее чертах, главным образом экологических, используемых при проведении ботанико-географического районирования территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бердыев Б. Б. Растительность Юго-Западного Туркменистана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1987. 32 с. — *Бочанцев В. П.* Род *Salsola* L. (Состав, история развития и расселения): Реф. докл. вместо дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1969. 45 с. — *Иллюстрированный* определитель растений Казахстана. Т. 1. Алма-Ата: Наука, 1969. 664 с. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Камелин Р. В.* Флора Сырдарьинского Каратау. Л.: Наука, 1990. 146 с. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Кн. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961. 452 с. — *Красная* книга Казахской ССР. Ч. 2. Растения. Алма-Ата: Наука, 1981. 263 с. — *Лавренко Е. М.* Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. (Комаровские чтения. X). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 169 с. — *Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г.* Жизненные формы растений пустыни Каракум. М.: Наука, 1973. 244 с. — *Пратов У.* Маревые (*Chenopodiaceae* Vent.) Средней Азии и Северной Африки. (Систематика, филогения и ботанико-географический анализ): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1987. 48 с. — *Прозоровский А. В.* Полупустыни и пустыни СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 2. С. 207—480. — *Рачковская Е. И.* Растительность гобийских пустынь МНР. (География и классификация): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1989. 41 с. — *Родин Л. Е.* Растительность пустынь Западной Туркмении. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 310 с. — *Рубцов Н. И.* О флоре пустыни Бетпак-дала // Сов. ботаника. 1946. № 3. С. 187—190. — *Сарыбаев Б., Сапаров Ш.* Материалы к флоре Северо-Западного Устюрта // Флора и растительность Северо-Западного Устюрта и пути улучшения пастбищ. Ташкент: Фан, 1977. С. 11—14. — *Сафронова И. Н.* Список сосудистых растений Мангышлака // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 11. С. 101—111. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с. — *Толмачев А. И.* О некоторых количественных соотношениях во флорах Земного шара // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1970. № 15. Вып. 3. С. 62—74. — *Флора* Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1958. Т. 2. 354 с.; 1960. Т. 3. 460 с.; 1966. Т. 9. 640 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 II 1993

УДК 581.11 : 581.526.53

В. М. Свешникова

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ДЕРНОВИННЫХ ЗЛАКОВ ЕВРАЗИАТСКОЙ СТЕПНОЙ ОБЛАСТИ

V. M. SVESHNIKOVA. THE WATER RELATIONS OF BUNCH GRASSES OF EURASIAN STEPPE REGION

Показано, что для дерновинных злаков, из которых главным образом состоят степные сообщества, характерна изменчивость основных параметров водного режима, особенно интенсивности транспирации. Установлено, что наибольший диапазон изменчивости водного режима имеют растения пустынно-степной области, наименьшую — растения луговостепной.

Для степного типа растительности характерно преобладание травянистых ксерофильных многолетних растений, преимущественно дерновинных злаков (Лавренко, 1940, 1954). Распространены степи в основном в континентальных частях умеренного пояса, для которого типичны холодная зима и засушливые периоды с жарким летом.

На формирование степной растительности, разнообразие слагающих ее фитоценозов наряду с ведущими факторами среды значительное влияние оказывают эколого-физиологические свойства растений, обеспечивающие приспособленность их к условиям существования в засушливой обстановке (Rychnovska, Ulehlova, 1975; Свешникова, 1979). Особенно важно и интересно эколого-физиологическое изучение дерновинных злаков, которые являются эдифицирующей жизненной формой в степных сообществах на огромных пространствах степной области

Евразии. Для дерновинных злаков вода является фактором-минимумом, а поэтому необходимо знать их приспособительные механизмы.

Адаптация растений к сухости воздуха и почв происходит различными путями. Для характеристики эдификаторов как адаптационных систем интересен анализ их водного режима (Лавренко, Свешникова, 1965, 1968). Уровень величин, диапазоны изменчивости основных показателей водного режима в пределах сезона развития и в течение дня можно рассматривать как выражение физиологической адаптации к среде (Свешникова, Заленский, 1956; Свешникова, 1962, 1968а, 1979). Например, по диапазону между наибольшими и наименьшими значениями того или иного показателя можно судить о его подвижности, а о степени напряженности водообмена — по максимальным величинам. Характер вариабельности показателей водного режима зависит от многих факторов и показывает различие путей регулирования водного баланса. В этом отношении необходим поиск сходства и различия в функционировании видов одного рода, различающихся экологически (Манойленко, 1983). Такая возможность представляется при исследованиях особенностей поведения ряда дерновинных злаков в зависимости от их географического распространения.

В пределах Евразиатской степной области именно на территории СНГ располагаются наиболее обширные степные пространства (Лавренко, 1947, 1956), где выделяются три подзоны степей — луговые, настоящие, опустыненные. Луговые степи имеют оптимальное увлажнение и представляют собой в степной области мезофильный ряд. По площади преобладают настоящие степи (Блюменталь, 1956), они распространены на плакорных территориях — дренированных равнинах с суглинистыми почвами. Наибольшее воздействие главного фактора — сухости — наблюдается в пределах опустыненных степей; наряду с влиянием недостатка влаги отчетливо проявляется влияние высоких температур.

Во всех перечисленных типах степей с характерным для каждого из них сочетанием определяющих факторов среды осуществлялись исследования водного режима многих видов дерновинных злаков, различающихся по степени ксерофильности и относящихся к доминантам или эдификаторам.

В пределах луговых степей (табл. 1) у разных видов дерновинных злаков максимальные значения интенсивности транспирации (ИТ) колеблются в разные годы от 4.54 до 1.08, минимальные — от 1.05 до 0.14 г/г · ч.

Наибольшее содержание воды (СВ) в листьях у представителей рода *Stipa* — 73.0—67.0, наименьшее — 53.0—32.6%; осмотическое давление (ОД) — соответственно 52 и 16 атм. Виды *Festuca* имеют более низкую ИТ (от 2.41 до 0.98 г/г · ч) и заметно более высокое СВ в листьях (табл. 1). И хотя для *Koeleria gracilis* сравнительно мало данных, следует отметить, что его транспирация изменяется от 2.6—1.9 до 0.5—0.3 г/г · ч; СВ в листьях — от 61.2 до 47.7%. Верхний предел ОД у этого вида достигает 28—32, нижний — 15—17 атм.

В настоящих степях (табл. 2) у разных видов *Stipa* максимальная ИТ в зависимости от экологических условий достигала 3.40, минимальная — 0.80—0.18 г/г · ч; СВ — соответственно 67.0—53.0 и 49.8—29.3%; водный дефицит (ВД) — 61.0—9.0%; ОД — 49.0—28.8 и 27—16 атм. У *Koeleria gracilis* отмечены наибольшая ИТ — 2.15—1.55, наименьшая — 0.20—0.25 г/г · ч; СВ — 62.0—61.0 и 57.6—40.0%; ВД — 23.4%.

В условиях опустыненных степей (табл. 3) у видов рода *Stipa* максимальная ИТ — 1.37—0.62, минимальная — 0.40—0.12 г/г · ч; СВ — соответственно 63.5—57.0 и 33.5—27.5%; ВД — 61.7—45.0 и 3.93—12.0%; ОД — 62—40 и 27—12 атм; два последних показателя выше, чем в настоящих и луговых степях, тогда как ИТ и СВ заметно ниже.

В табл. 4 приведена амплитуда колебаний минимальных и максимальных значений разных показателей. Оказалось, что наибольшие колебания свойственны ИТ, а СВ и ОД — наименьшие. Приведенные в табл. 4 данные показывают, что

ТАБЛИЦА 1

Уровни показателей водного режима дерновинных злаков в луговых степях

Виды	Автор; район	ИТ, г/г · ч			СВ, % от сырого веса			ОД, атм		ВД, % от полного насыщения	
		I	II	III	I	II	III	I	II	I	II
Stipa baicalensis	Измайлова, 1986; МНР, Вост. Хангай	1.30	0.37	0.93	68.5	52.0	16.5	26.0		47.0	13.0
S. capillata	Florineth, 1974; Италия							23.0	31.0	51.0	25.0
S. krylovii	Измайлова, 1986; МНР, Вост. Хангай	0.70	0.10	0.60	65.0	98.0	21.0	20.0		53.0	9.0
S. lenensis	Горшкова, 1966; Забайкалье	2.41	0.67	1.74	73.0	41.0	32.0	23.2	15.6	57.1	4.5
S. vaginata	Rychnovska et al., 1972; ЧССР, Моравия	1.05	0.16	0.89	67.0	53.0	14.0	28.0		17.5	
S. pennata	Колпиков, 1957; Ставропольская обл.	3.20	0.85	2.35	48.9	32.6	16.3	29.0	16.5		
	Свешникова, 1962; Челябинская обл.	4.54	1.15	3.39	54.0	39.0	15.0	52.0	23.0		
	Рэдулеску, 1964; Курская обл.	1.08	0.15	0.93							
	Florineth, 1974; Италия							30.0	25.0	55.0	24.0
	Rychnovska et al., 1972; ЧССР, Моравия	0.64	0.43	0.21							
	Горшкова, Зверева, 1988; Тува	0.93	0.43	0.50	55.2	24.0	31.2			45.3	15.6
S. sareptana	Колпиков, 1956; Ставропольская обл.	2.06									
S. sibirica	Измайлова, 1986; МНР, Вост. Хангай	0.80	0.15	0.65	67.2	47.2	20.0	24.0		51.0	10.0
S. stenophylla	Рэдулеску, 1964; Курская обл.	1.11	0.24	0.87	60.3	42.3	18.0				
	Свешникова, 1979; Челябинская обл.	3.45	0.30	3.15	5.55						
	Rychnovska-Soudkova, 1966; Чехословакия	1.23	0.6	0.63							
Festuca sibirica	Измайлова, 1986; МНР, Вост. Хангай	0.54	0.30	0.24	73.2	47.0	26.2	30.0			
F. valesiaca	Pucelikova, 1967; ЧССР, Центр. Богемия	4.30	0.80	3.50							

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Автор; район	ИТ, г/г · ч			СВ, % от сырого веса			ОД, атм		ВД, % от полного насыщения	
		I	II	III	I	II	III	I	II	I	II
	Florineth, 1980; Италия	2.30	0.45	1.85	58.0	57.0	11.0	32	17		
	То же							33	18	46	28
	Горышина, 1965; Белгородская обл.	1.50	0.30	1.20							
	Никольская, 1968; Курская обл.	0.98	0.22	0.76							
	Нестерова, 1981; Заилийский Алатау	1.0	0.24	0.76	69.0	21.7	38.3			40	4
	Свешникова, 1962; Челябинская обл.	1.80	0.15	1.65	62.4	50.0	12.4				
	Горшкова, Буркова, 1962; Ср. Сибирь	2.41	0.40	2.01	73.0	49.0	24.0	28	15		
Koeleria gracilis	Florineth, 1980; Австрия	1.05	0.16	0.89	67.0	53.0	14.0	28.0		17.5	
	Колпиков, 1957; Ставропольская обл.	2.60	0.50	2.10	61.3	47.7	14.0				
	Измайлова, 1986; МНР, Вост. Хангай	0.77	0.57	0.20	59.0	40.0	13.0	24.0		39.0	11.0

Примечание. В табл. 1—5: I — наибольшая величина показателя, II — наименьшая, III — амплитуда (арифметическая разность между I и II).

ТАБЛИЦА 2

Уровни показателей водного режима дерновинных злаков в настоящих степях

Виды	Автор; район	ИТ, г/г · ч			СВ, % от сырого веса			ОД, атм		ВД, % от полного насыщения	
		I	II	III	I	II	III	I	II	I	II
Agropyron cristatum	Измайлова, 1986; МНР, Вост. Хангай	0.81	0.48	0.33	69	43	26.0			25	22
	Горшкова, Зверева, 1988; Тува	1.60	0.23	1.37							
Festuca lenensis	Горшкова, Буркова, 1962; Ср. Сибирь	0.92	0.45	0.47						28.2	15.6
	Горшкова, 1966; Забайкалье				57.1	45.0	12.1	28.2	15.6	7.3	1.8
F. valesiaca	Florineth, 1980; Австрия	1.1	0.75	0.90	67.0	52.0	15.0				
	Горшкова, Зверева, 1988; Тува	1.82	0.38	1.44	63.7	34.0	29.7			64.9	24.1
F. pseudoovina	Stocker, 1933; Венгрия	2.16									
F. sulcata	Горшкова, Буркова, 1962; Ср. Сибирь									30.1	13.1
	Колпиков, 1956; Ставропольская обл.	3.12			57.0	46.0	11.0				
	Свешникова, 1962; Челябинская обл.	1.70	0.40	1.30	62.5	34.2	28.3				
Koeleria gracilis	Горшкова, Буркова, 1962; Ср. Сибирь	2.1	1.1	1.0	68.1	57.6	10.5			23.4	
	Горшкова, 1971; Забайкалье	1.55	0.22	1.33	68.1	56.9	11.2				
	Горшкова, Зверева, 1988; Тува	1.02	0.91	0.11	60.4	47.6	22.8			67.4	17.1
	Измайлова, 1986; МНР, Вост. Хангай	1.70	0.22	1.48	59.0					39.0	5.0
	Колпиков, 1957; Ставропольская обл.	2.6	1.9	0.7	61.2	47.7	18.5	28.0	23.4	17.5	
Stipa baikalensis	Горшкова, 1971; Забайкалье	1.49	0.47	1.02	63.0		22.0	28.8	16.8	30.0	13.6
	Горшкова, Буркова, 1962; Ср. Сибирь	1.71	0.51	1.20	60.5	40.7	19.8	33.0	16.0	41.0	9.1
	Свешникова, Чойжамц, 1980; МНР	0.93	0.18	0.85	56.0	49.0	7.0	28.2	15.6	16.0	6.0

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Виды	Автор; район	ИТ, г/г · ч			СВ, % от сырого веса			ОД, атм		ВД, % от полного насыщения	
		I	II	III	I	II	III	I	II	I	II
S. capillata	Горшкова, Буркова, 1962; Ср. Сибирь	1.71	0.50	1.21	60.3	40.7	19.6	33.0	16.0		
	Колпиков, 1957; Ставропольская обл.	2.17	0.80	1.37	53.0	49.8	3.2	31.0	21.6		
	Florineth, 1980; Вост. Европа	1.59	0.60	1.00							
	Rychnovska et al., 1972; ЧССР, Моравия	1.15	0.20	0.95							
S. kirghisorum	Свешникова, 1979; Казахстан	0.82	0.40	0.42	63.5	33.5	30.0	49.0	27.0	23.0	
S. klemenzii	Свешникова, 1979; МНР	0.88			57.9	42.0	15.9			38.0	12.0
S. krylovii	Горшкова, Зверева, 1988; Тува	1.36	0.31	1.05	56.9	44.8	12.1			37.4	17.0
	Измайлова, 1986; МНР, Вост. Хангай				49.0	39.2	10.2			33.0	13.2
	Измайлова, 1986; МНР, Вост. Хангай	1.02	0.5	0.52	65.1	40.0	25.1				
S. rubens	Свешникова, 1979; Казахстан	1.50	0.35	1.15	63.5	33.5	30.0			21.0	
	Свешникова, 1962; Челябинская обл.	1.47	0.28	1.20	49.6	29.3	20.3	49.0	27.0	23.0	
S. sareptana	Колпиков, 1957; Ставропольская обл.	3.40	0.90	2.50	67.0	41.0	26.0	31.0	27.0	61.0	25.0

ТАБЛИЦА 3

Уровни показателей водного режима дерновинных злаков из опустыненных степей

Виды	Автор; район	ИТ, г/г · ч			СВ, % от сырого веса			ОД, атм			ВД, % от полного насыщения	
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II
Agropyron sibirica	Бедарев, 1968; Бетпакдала	1.84	0.24	1.60	70.8	47.8	22.0	30.4	12.8	17.6		
Festuca sulcata	Свешникова, 1962; Челябинская обл.	1.47	0.28	1.19	49.6	29.3	20.3					
	Жатканбаев, 1959; Казахстан	2.51	0.61	1.90								
	Свешникова, 1979; Казахстан	1.52	1.20	1.32				49.5	27.3	22.2		
S. capillata	Свешникова, 1979; Казахстан	1.15	0.30	0.85	57.0	30.0	27.0	47.0	20.0	27.0	27.0	
	Бедарев, 1968; Бетпакдала	1.40	0.35	1.05								
S. glareosa	Свешникова, 1962; Вост. Памир	0.85	0.10	0.75	67.0	46.5	19.5	45.0	20.0	25.0	19.6	4.5
S. gobica	Свешникова, Бобровская, 1971; МНР	1.30	0.10	1.20	60.0	23.2	36.8				45.0	12.0
	Свешникова, Чойжамц, 1980; МНР	0.79	0.07	0.72	57.9	16.9	41.9	65.9	36.2	28.8	38.0	10.0
	Жатканбаев, 1959; Казахстан	2.32	0.82	1.50								
S. kirghisorum	Колпиков, 1956; Ставропольская обл.	0.82	0.40	0.42	63.5	33.5	40.0	49.0	27.0	22.0	22.0	
S. lessingiana	Жатканбаев, 1960; Казахстан	1.37	0.30	1.67								
	Свешникова, 1979; Казахстан	0.95	0.15	0.80	59.5	27.5	32.0	35.7	26.5	9.2	28.0	22.0
	Ян Бао-чжэнь, 1959; Казахстан	0.84	0.12	0.72								
S. orientalis	Свешникова, 1979; Казахстан	1.20	0.15	1.15	62.3	39.3	22.0	40.0	12.0	28.0	39.3	
S. rubens	Колпиков, 1956; Ставропольская обл.	1.50	0.35	1.15	63.5	32.5	31.0	47.0	30.3	16.7	21.0	
S. sareptana	Свешникова, 1979; Казахстан	1.00	0.20	0.80	58.5	28.5	30.0	57.4	25.2	32.2		
	Колпиков, 1956; Ставропольская обл.	3.40	0.90	2.50	67.0	41.6	25.4	31.0	27.0	4.0		

ТАБЛИЦА 4

Наибольшие (I) и наименьшие (II) значения показателей водного режима господствующих видов злаков в степях разного типа

Роды	ИТ, г/г · ч		СВ, % от сырой массы		ОД, атм	
	I	II	I	II	I	II
Луговые степи						
Stipa	4.5—1.5	0.6—0.1	73—67	53—32	52	16
Festuca	2.4—1.1	1.0—0.8	62—50	—	—	—
Koeleria	1.6—1.9	0.5—0.3	61—57	56—48	28	14
Настоящие степи						
Stipa	3.4—2.2	0.8—0.2	68—53	50—29	49	27—16
Festuca	0.7—3.1	0.4—0.2	66—57	46—34	—	—
Koeleria	2.1—1.5	—	62—61	57—40	—	—
Опустыненные степи						
Stipa	1.4—0.8	0.4—0.1	63—57	34—27	62—40	27—12
Festuca	2.5—1.3	0.6—0.4	—	—	49—37	—

в луговых степях обнаружены самая высокая потеря воды на транспирацию и самая большая амплитуда изменений ее величин. Минимальные значения ИТ в условиях луговых степей выше, чем в настоящих и опустыненных степях. Отдельные виды различаются по максимальной величине ИТ в 2—3 раза, а по минимальной — в 3—6 раз. Разброс значений ИТ у видов, встречающихся в трех типах степей, велик, что связано с широким диапазоном водообеспечения.

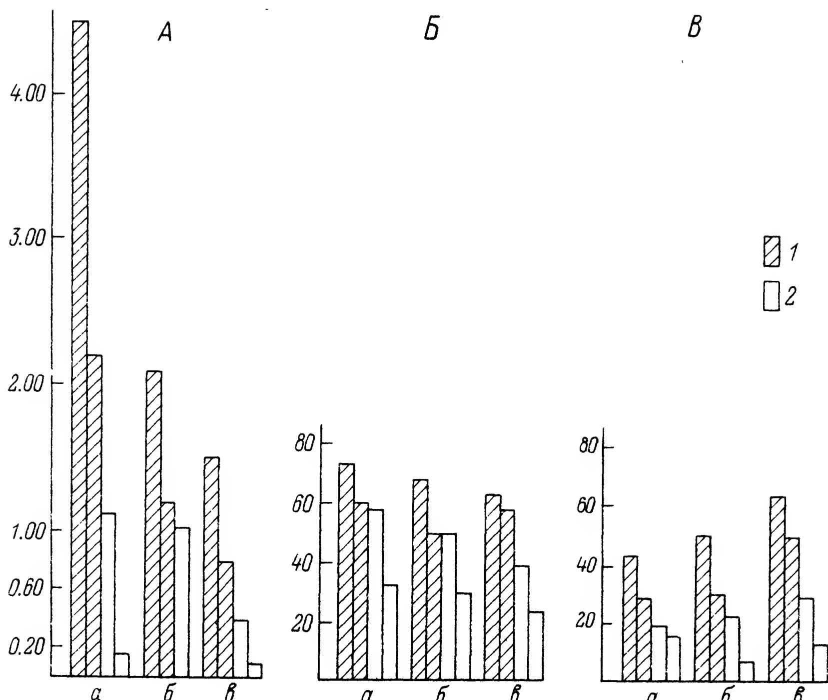
В настоящих степях, водные ресурсы которых по сравнению с луговыми более ограничены, отклонения в размерах и наибольших, и наименьших потерь воды на транспирацию заметно меньше. В опустыненных степях разница между минимальными и максимальными значениями имеет еще более узкие рамки.

В отличие от скорости транспирации — показателя, достаточно подвижного, запас воды в листьях более постоянный. Его максимальные величины у степных видов могут изменяться в 2.5, минимальные — в 1.1—1.2 раза. Самое низкое значение ОД было найдено у дерновинных злаков, типичных для луговой степи, самое высокое — у растений опустыненных степей. Явно выражена тенденция к снижению СВ от луговых к настоящим и к опустыненным степям. Величина же ОД при этих сменах прогрессивно увеличивается.

У растений настоящих степей по сравнению с луговыми значения почти всех показателей снижены. Это заметно отражается на размерах минимальных величин, особенно транспирации. Обращает на себя внимание тот факт, что в условиях опустыненных степей отмечены самые высокие значения ОД, наиболее ярко отражающие влияние недостаточного водообеспечения.

Графическое сопоставление полученных материалов более наглядно иллюстрирует уровень величин и соотношение различных показателей водного режима растений в степях разного типа (см. рисунок). Чем хуже водообеспеченность, тем ниже транспирация и меньше размах ее колебаний. Особенно сильно выражена амплитуда изменений ИТ в луговых степях, т. е. в условиях оптимальной водообеспеченности. Для содержания воды в листьях характерна другая картина — небольшие различия между верхними и нижними границами СВ, т. е. слабая изменчивость его величин.

ОД у дерновинных злаков, как и ИТ, имеет заметно выраженные различия в уровне величин этого показателя в разных типах степей.



Максимальные и минимальные размеры интенсивности транспирации (*А*), содержания воды в листьях (*Б*) и осмотического давления (*В*)

По осям ординат: *А* — г/г·ч; *Б* — % к сырой массе; *В* — атм. По оси абсцисс: *а* — луговые, *б* — настоящие, *в* — опустыненные степи. *1* — максимальные, *2* — минимальные величины.

ТАБЛИЦА 5

Диапазон наибольших (I) и наименьших (II) значений показателей водного режима

Виды	ИТ		СВ		ОД	
	I	II	I	II	I	II
Stipa pennata	4.54—1.20	1.15—0.15	64—49	39—33	52—33	16—14
S. capillata	2.17—1.71	0.80—0.15	53—50	41—37	47—33	16—20
Festuca sulcata	4.30—1.80	0.80—0.15	58—46	50—48	32—28	17—15
Koeleria gracilis	2.60—1.60	1.10—0.50	68—52	57—41	—	—

Представляется важным сравнить колебания размеров показателей водного режима у одного и того же вида, произрастающего в разных типах степей, на фоне возрастающей сухости воздуха и почв (табл. 5).

Среди сравниваемых видов наибольшие колебания максимальной скорости потерь воды (ИТ) имеет *Stipa pennata*. Оказалось, что нижняя граница ИТ изменяется гораздо больше, чем верхняя, особенно у *S. pennata*. Что касается запаса воды в листьях, то его значения по сравнению с ИТ колеблются мало (особенно минимальные значения) в различных подзональных вариантах степей.

Известно, что дневной и суточный ход транспирации определяется тремя основными факторами — солнечной радиацией, сухостью атмосферы и запасом воды в почвах (Алексеев, 1948; Максимов, 1952). При достаточной влажности почв дневной ход транспирации имеет вид одновершинной кривой и следует за

ходом изменений метеорологических факторов. С понижением влажности почвы транспирация снижается и ее максимум перемещается на более ранние, предполуденные часы. При достаточной влажности почв регулирование транспирации растением выражено слабо.

Типы дневных кривых ИТ у изученных дерновинных злаков естественно определяются ведущими факторами среды. Так, для растений луговых степей Средней и Восточной Европы (Горышина, 1965; Florineth, 1974; Rychnovska, Ulehlova, 1975) характерна постоянно высокая ИТ: дневная кривая обычно дву- или одновершинная, с максимумом от 9 до 12—15 и минимумом от 19 до 20 ч. В дневном ходе ИТ ясно проявляются различия у дерновинных злаков мезо- и ксероморфной природы. В горных луговых степях Южного Тироля (Италия) (Florineth, 1980) в условиях хорошей водообеспеченности у большинства видов дневные изменения обычно выражены чрезвычайно слабо.

В настоящих степях различных районов Сибири (Горшкова, 1966) ход кривых ИТ идет параллельно изменениям метеорологических факторов, что возможно только при достаточном водоснабжении и не очень высоких температурах. Для динамики ИТ доминирующих здесь видов характерна многовершинная кривая, причем наиболее высокая потеря воды обычно приходится на предполуденные часы.

В опустыненных степях Казахстана (Ян Бао-чжэнь, 1959; Жатканбаев, 1961; Бедарев, 1969; Свешникова, 1979) в дневном ходе ИТ отмечено несколько пиков; при большом запасе воды в почвах основной пик сдвигается на середину дня, при малом — на утро. В летнее время максимум ИТ отмечается обычно в утренние часы. В целом дневной ход ИТ тесно связан с температурой воздуха и доступностью почвенной влаги.

Динамика потерь воды на транспирацию дерновинными злаками в течение сезона вегетации разнообразна. Так, в луговых степях бывшего СССР в продолжение сезона развития ИТ держится на высоком уровне (Колпиков, 1953, 1957; Никольская, 1958; Горышина, 1965). В луговых степях Восточной и Средней Европы (Rychnovska et al., 1972; Florineth, 1974; Rychnovska, Ulehlova, 1975) ограничения в потере воды выражены слабо, обычно ИТ остается высокой на протяжении всего периода развития.

В настоящих степях Сибири в условиях резко выраженного континентального климата максимальная ИТ отмечается весной и поздним летом (Горшкова, 1966, 1971; Горшкова, Зверева, 1988). Степные растения больше всего расходуют воды в июле и августе; в начале лета и осенью ИТ сильно сокращается. В криофильных степях Забайкалья (Горшкова, 1971) сезонный ритм изменений ИТ своеобразен: наиболее высокая ИТ наблюдается весной и поздним летом (в конце августа).

В условиях сухих и опустыненных степей Казахстана для дерновинных злаков (Ян Бао-чжэнь, 1959; Жатканбаев, 1961; Бедарев, 1968, 1969; Свешникова, 1979) характерен переменный ритм кривых ИТ. В ходе вегетации отмечается несколько ее пиков, что тесно связано с распределением и количеством выпадающих осадков. В пределах сухих и опустыненных степей Монголии (Свешникова, Бобровская, 1971) наибольший расход воды наблюдается в июне и июле, наименьший — большей частью в конце августа.

В целом же имеющихся в литературе данных по дневным и сезонным изменениям таких показателей водного режима растений, как содержание воды в листьях (СВ), водный дефицит (ВД) и осмотическое давление (ОД), явно недостаточно. Значительно больше подобных материалов по ИТ.

Что касается дневного хода СВ в листьях растений луговых степей, то самые высокие его значения отмечаются в 6—7, а наименьшие — в 13—14 ч (Rychnovska et al., 1972; Florineth, 1980). В настоящих степях максимальный уровень СВ обычно достигается к 12, а минимальный — к 16—17 ч. Изменения СВ в течение дня невелики. На территории МНР в настоящих (Свешникова, Чойжамц, 1980), опустыненных (Свешникова, Бобровская, 1971) и горных (Измайлова, 1978)

степях были зафиксированы максимальные значения СВ в 13—14, а минимальные — в 16—17 ч.

На территории сухих и опустыненных степей Казахстана (Бедарев, 1969; Свешникова, 1979) время наступления наибольшего оводнения листьев приходится на 10—11, а наименьшего — на 13 ч; в течение дня СВ очень сильно колеблется.

Сезонные изменения СВ в листьях дерновинных злаков наиболее спокойны в настоящих степях, где максимум регистрируется в июне, а затем СВ постепенно снижается до конца развития; при этом в криоксерофильных степях максимум СВ наступает позже — в июле—начале августа.

В опустыненных степях Казахстана сезонные изменения в СВ проявляются наиболее отчетливо, для дерновинных злаков характерно его падение в период от мая до сентября; мало воды содержится в листьях растений в конце июля—начале августа (Свешникова, 1979). В степях того же типа в МНР (Свешникова, Бобровская, 1971) максимум СВ в листьях отмечается в июне—середине июля, минимум приходится на конец июля—начало августа. Во всех типах степей обычно максимальное СВ отмечается в наиболее теплый и влажный период.

Сведения о ВД степных растений скупы, сопоставление их затруднительно, так как данные, имеющиеся в экофизиологической литературе, получены с помощью разных методов; обычно приводятся сведения о максимальных значениях ВД. Так, в условиях луговых степей уровень ВД увеличивается несущественно на протяжении сезона вегетации, так как СВ в листьях, от которого в большой степени зависит ВД, мало изменяется. Даже в опустыненных степях Казахстана и в Забайкальских настоящих степях ВД у дерновинных злаков достигал всего 20—25%.

Ярко проявляющиеся различия в дневных и сезонных изменениях СВ, ВД, ОД показаны на примере 3 видов ковылей в опустыненных, сухих и луговых степях МНР (Свешникова, Чойжамц, 1980). Из наблюдений видно, что колебания этих показателей свойственны дерновинным злакам опустыненных степей; меньше изменяются они при обитании в сухих и совсем мало — в условиях луговых степей. Величины ВД, например, наиболее высоки в опустыненных степях (особенно в июле), самые низкие — в луговых, средние — в настоящих степях. Наибольшая величина ОД обнаружена у дерновинных злаков опустыненных степей (достигает 57 атм), у растений настоящих степей она существенно меньше.

Заключение

Общими чертами Евразиатской степной области являются континентальность и аридность климата, а также господство ксерофильных дерновинных трав. Естественно, что интерес к адаптивной стратегии растений степей велик.

Рассмотренный нами материал позволяет сделать заключение о том, что дерновинным злакам, обитающим в степях разного типа, свойственны различные величины и амплитуды изменений всех элементов водного режима, отражающих реакцию на среду обитания. Даже в пределах одного рода, например *Stipa*, широко распространенного в Евразиатской степной области, требования к воде неодинаковы, если судить по амплитуде изменчивости основных показателей водного режима. Использование такого параметра, как водный режим, способствует объяснению путей адаптации растений. Одним из выражений адаптации является способность к регулированию водного режима. Именно в этом аспекте и были рассмотрены реакции дерновинных злаков, господствующих в наиболее типичных сообществах Евразиатской степной области, на комплекс определяющих факторов среды. Сопоставляя данные об уровне величин и о диапазонах изменчивости показателей водного режима дерновинных злаков, мы могли показать степень их реакции на водообеспеченность в степях разного типа.

Анализ показал, что самые большие изменения всех показателей водного режима имеет ИТ; кроме того, ИТ резко снижается от луговых степей к опустыненным. ОД же, наоборот, отчетливо повышается от луговых степей к опустыненным. Наибольшее сходство между собой имели доминанты трех подзональных полос по величине оводненности их листьев.

Все приведенные данные свидетельствуют о тесной связи между условиями водообеспеченности и характером водного режима дерновинных злаков. Наиболее напряженный водный режим складывается в пустынных степях. Пластичность водного режима, выражающаяся в большом диапазоне изменчивости всех его показателей, позволяет произрастать в пустынно-степной зоне многим видам дерновинных злаков. Гораздо меньшие колебания показателей водного режима свойственны злакам, типичным для равнинных и горных вариантов луговых степей, где условия водоснабжения устойчивы и благоприятны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. М. Водный режим растений и влияние на него засухи. Казань: Таттосиздат, 1948. 355 с. — *Бедарев С. А.* Транспирация и расход воды растительностью аридной зоны Казахстана. Ч. 1. Алма-Ата: Гидрометеоиздат, 1968. 215 с. — *Бедарев С. А.* Транспирация и расход воды растительностью аридной зоны Казахстана. Ч. 2. Алма-Ата: Гидрометеоиздат, 1969. 274 с. — *Блюменталь И. Х.* К вопросу о классификации степей // Сб. К 75-летию со дня рождения акад. В. И. Сукачева. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 78—89. — *Горшкова А. А.* Биология степных и пастбищных растений Забайкалья. М.; Л.: Наука, 1966. 272 с. — *Горшкова А. А.* Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971. С. 51—113. — *Горшкова А. А., Буркова В. М.* Интенсивность транспирации травянистых растений Средней Сибири // Тр. Восточно-Сибирского филиала СО АН СССР. Новосибирск, 1962. Вып. 35. С. 66—85. — *Горшкова А. А., Зверева Г. К.* Экология степных растений Тувы. Новосибирск: Наука, 1988. 116 с. — *Горышина Т. К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 127 с. — *Жатканбаев Ж. Ж.* Транспирация некоторых видов растений в условиях полупустынного климата Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. бот. и почвовед. 1959. Вып. 3(6). С. 89—100. — *Жатканбаев Ж. Ж.* Эколого-физиологическое изучение некоторых видов растений в условиях полупустынного климата Казахстана // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 11. С. 1677—1681. — *Жатканбаев Ж. Ж.* Транспирация и расход воды растениями-эдификаторами основных сообществ в пустынных степях Центрального Казахстана: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Л., 1961. 17 с. — *Измайлова Н. Н.* Водный режим растений горной лесостепи Восточного Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978. С. 115—128. — *Измайлова Н. Н.* Водный режим // Степи Восточного Хангая. М.: Наука, 1986. С. 99—126. — *Колпиков Д. И.* Новые данные о водном режиме кормовых растений целинных земель Ставрополья // Тр. Ставропольск. с.-хоз. ин-та. Ставрополь, 1956. Вып. 7. С. 85—91. — *Колпиков Д. И.* Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов // Памяти акад. Н. А. Максимова. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 57—88. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 2. С. 1—265. — *Лавренко Е. М.* Евразиатская степная область // Геоботаническое районирование СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 95—100. — *Лавренко Е. М.* Степи Евразиатской степной области // Вопр. ботаники. 1954. Т. 1. С. 70—104. — *Лавренко Е. М.* Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история // Вопр. ботаники. 1956. Т. 1. С. 157—173. — *Лавренко Е. М., Свешникова В. М.* О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков (предварительное сообщение) // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. № 3. С. 261—275. — *Лавренко Е. М., Свешникова В. М.* Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове // Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука, 1968. С. 10—15. — *Максимов Н. А.* Избранные работы по засухоустойчивости растений. Т. 1. Водный режим и засухоустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 576 с. — *Манойленко К. В.* Эволюционные аспекты проблемы засухоустойчивости растений. Л.: Наука, 1983. 244 с. — *Нестерова С. Г.* Экология растений среднегорья Заилийского Алатау. Алма-Ата: Наука, 1981. С. 132. — *Никольская Н. И.* Транспирация злаков в условиях лесостепи // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 10. С. 1390—1399. — *Рэдулеску И. Д.* Роль корневищных злаков и динамика зеленой массы некоторых сообществ Стрелецкой степи // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 7. С. 1035—1045. —

Свешникова В. М. О некоторых эколого-физиологических особенностях ковылей эдификаторов степных фитоценозов // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 6. С. 388—398. — *Свешникова В. М.* Основные черты водного режима растений высокогорных пустынь Памира // Проблемы ботаники. М.; Л.: Наука, 1968а. Т. 7. С. 19—31. — *Свешникова В. М.* Некоторые аспекты комплексного изучения дерновинных злаков // Проблемы ботаники. М.; Л.: Наука, 1968б. Т. 10. С. 19—31. — *Свешникова В. М.* Доминанты Казахстанских степей. Л.: Наука, 1979. 191 с. — *Свешникова В. М., Бобровская Н. И.* Первые сведения о водном режиме растений южной части МНР // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 12. С. 1792—1803. — *Свешникова В. М., Заленский О. В.* Водный режим растений аридных территорий Средней Азии и Казахстана // Вопросы географии. Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 227—237. — *Свешникова В. М., Чойжамц Б.* Водный режим видов рода *Stipa* в Монголии // Бот. журн. 1980. Т. 15. № 6. С. 816—826. — *Ян Бао-чжэнь.* Интенсивность транспирации некоторых видов грудницево-типчаково-ковылкового сообщества сухих степей Центрального Казахстана // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 12. С. 1671—1680. — *Florineth F.* Wasserhaushalt von *Stipa pennata* ssp. *eriocaulus*, *Stipa capillata* und *Festuca valesiaca* im Steppengebiet der oberen Winschgaus // Oekologia plantarum. 1974. Bd 9. H. 4. S. 295—314. — *Florineth F.* Wasserhaushalt von *Festuca valesiaca* und *Festuca rupicula* im Steppengebiet des Winschgaus (Süd Tirol, Italien) // Vernat-med. ver. Insbruck, 1980. Bd 67. S. 73—88. — *Rychnovska-Soudkova M.* Wasserhaushalt einiger *Stipa*-Arten am natürlichen Standort // Praha Roclik. 1966. Bd 16. S. 1—33. — *Rychnovska M., Kvet I., Classer I., Iakrlova I.* Plant water relation in three zones of grassland // Acta Sci. Nat. Acad. Sci. Bohemoslovacae. VI. Nova ser. Brno, 1972. Bd 6(5). S. 1—38. — *Rychnovska M., Ulehlova B.* Antoekologische Studie der tschechoslowakischen *Stipa*-Arten. Praha, 1975. 171 S. — *Stocker O.* Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen // Jahrb. Wiss. Bot. 1933. Bd 78. S. 751—790.

Ботанический институт им В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 VI 1991

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.2

М. С. Новоселова

СИСТЕМАТИКА ВИДОВ *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*) РОДСТВА *ERIOPHORUM RUSSEOLUM*

M. S. NOVOSELOVA. THE TAXONOMY OF THE *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*) SPECIES ALLIED TO *ERIOPHORUM RUSSEOLUM*

Рассмотрены 5 видов и 2 разновидности рода *Eriophorum* из родства *E. russeolum*. Сообщены новые данные о типификации и географическом распространении. Приведены описания 2 новых подвидов, ключ для определения таксонов и их конспект.

Настоящая статья посвящена систематике пушиц (*Eriophorum* L.) родства *E. russeolum* Fries: *E. chamissonis* C. A. Mey., *E. medium* Anderss., *E. mandshuricum* Meinsh., *E. eximium* V. Vassil., *E. russeolum* var. *albidum* Nyl., *E. russeolum* var. *majus* Somm.

Работа основана на материалах Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Вначале рассмотрим вопрос о том, какие растения принадлежат к *E. chamissonis* C. A. Mey. В литературе существует несколько точек зрения в отношении возможности использования названия *E. chamissonis* и о границах его применения. M. Fernald (1905) и С. В. Юзепчук (1935) считают *E. chamissonis* самостоятельным видом и отождествляют с ним *E. russeolum* и *E. medium*. Сходного мнения придерживается и M. Raymond (1954), но в отличие от указанных авторов он не синонимизирует *E. chamissonis* с *E. russeolum* и *E. medium*. E. Hultén (1927) предлагает отказаться от названия *E. chamissonis*, поскольку оно долгое время ошибочно применялось к растению, известному как *E. russeolum*, и дальнейшее его употребление послужило бы источником путаницы. А. И. Толмачев (1966), ссылаясь на неоднородность типового материала, считает, что *E. chamissonis* следует рассматривать как типичный случай nomen confusum.

E. chamissonis был описан К. А. Мейером во «Flora Altaica» (Ledebour, 1829) по экземплярам, собранным К. Ф. Ледебуром и А. А. Бунге на реках Уба, Чуя (Алтай), А. Л. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем — на о-ве Уналашка (Алеутские о-ва). В качестве синонима *E. chamissonis* в протологе процитировано название *E. intermedium* Chamisso in litt., данное Шамиссо растению с о-ва Уналашка; описание этого растения он послал Мейеру. Однако в случае обнародования это название оказалось бы поздним омонимом по отношению к *E. intermedium* Bastard, поэтому Мейер назвал описываемый им вид *E. chamissonis*. Таким образом, первоописание *E. chamissonis* было основано на двух разных растениях — с белыми пуховками (Алтай) и с рыжими (о-в Уналашка).

К сожалению, мы не обнаружили в LE алтайских образцов Ледебура и Бунге, хотя Raymond (1954) указывает, что получил фотографию гербарного экземпляра из сборов этих коллекторов из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE), а также видел дубликаты в гербариях Гарвардского университета (Гербарий Аза-Грэя — GH), Британского музея (BM) и Национального музея

естественной истории (P). Фотография алтайского образца *E. chamissonis* («*Eriophorum Chamissonis* C. A. Mey. var. br. ... Bunge. Altai. Tschuja»), приведенная Raymond, позволяет предположить, что изображенное на ней растение принадлежит к виду, описанному как *E. humile* Turcz. ex Steud. (Steudel, 1855). Если выбрать в качестве лектотипа *E. chamissonis* экземпляр с Алтая, то *E. humile* станет синонимом первого названия, а пушицу с о-ва Уналашка придется описать в качестве нового вида, что нецелесообразно, так как противоречит принципу номенклатурной стабильности. Поэтому лектотипом *E. chamissonis* мы предлагаем считать собранное Эшшольцем на о-ве Уналашка («Legit Eschsch. in Unalaschka») растение с рыжими пуховками, описание которого было послано Мейеру: «*Eriophorum intermedium* Cham. in litteris» (LE). При изучении типового материала было замечено лишь одно несоответствие протологу. Мейер указывает, что плоды *E. chamissonis* гладкие, тогда как в действительности они имеют в верхней части короткие шипики. Видимо, Мейер просто не заметил этой особенности.

Raymond (1954) также полагал, что типом *E. chamissonis* должно быть растение из сборов Шамиссо и Эшшольца. В своей работе он привел фотографии 2 возможных типовых экземпляров этого вида. Они хранятся в Гербарии Ботанического института (LE), что позволило тщательно исследовать их и сделать следующие выводы. Один гербарный образец был собран на о-ве Уналашка («*Eriophorum Chamissonis* C. A. Mey. *Er. dubium* Cham. Unalaschka. Chamisso»). Представленное на нем растение имеет слабо развитую пуховку, но хорошо заметно, что волоски ее белые. Мы полагаем, что данный экземпляр нельзя считать лектотипом *E. chamissonis*, так как Мейер отмечал, что образцы с о-ва Уналашка имеют рыжие пуховки. Второй гербарный экземпляр («*Eriophorum Chamissonis* C. A. Mey. Ad fretum Seniavin. Mertens. Пролив Сенявина. Сб. Мертенса») собран на юго-востоке Чукотского п-ова, а не на Камчатке, как указывает Raymond. Как и первый образец, он имеет слабо развитую белую пуховку. Это обстоятельство не дает возможности считать лектотипом и данный экземпляр.

E. chamissonis является североамериканским растением, встречающимся на Алеутских о-вах и тихоокеанском побережье (до Британской Колумбии и о-ва Ванкувер), в южных областях Канады и на севере США (до п-ова Лабрадор и о-ва Ньюфаундленд). Raymond (1954) указывает несколько местонахождений *E. chamissonis* на Чукотском п-ове и п-ове Камчатка. Изученный нами обширный гербарный материал по роду *Eriophorum* с Дальнего Востока позволяет утверждать, что данный вид там не произрастает.

E. chamissonis характеризуется толстыми (2—3 мм в диам., в гербарии не сплющиваются) стеблями, крупными (4—4.5 (5) см дл.), густыми, широко-обратнояйцевидными или почти шаровидными коричневато-рыжими пуховками, узкой и длинной ((1.5) 1.8—2 (3) см дл.) самой нижней кроющей чешуей, остальными кроющими чешуями с узкими белоперепончатыми краями и многочисленными красноватыми штрихами, мелкими (1—1.5 (2) мм дл.) пыльниками, эллиптическими плодами обычно с шипиками на верхушке (рис. 1, *1*). Следует отметить, что наше описание совпадает с характеристикой *E. chamissonis*, данной Raymond (1954).

Raymond (1954) выделяет у *E. chamissonis* форму с белыми пуховками — f. *turneri* Raymond, встречающуюся по всему ареалу этого вида. При изучении гербарного материала по *E. chamissonis* мы не обнаружили подобных экземпляров. Что касается растений с белыми пуховками, предлагавшихся Raymond в качестве возможных типовых, то они, по нашему мнению, относятся к другому виду, о чем будет сказано далее.

Рассмотрев вопрос о типификации *E. chamissonis*, перейдем к *E. medium*. Одни авторы (Fernald, 1905; Юзепчук, 1935) рассматривают *E. medium* в качестве

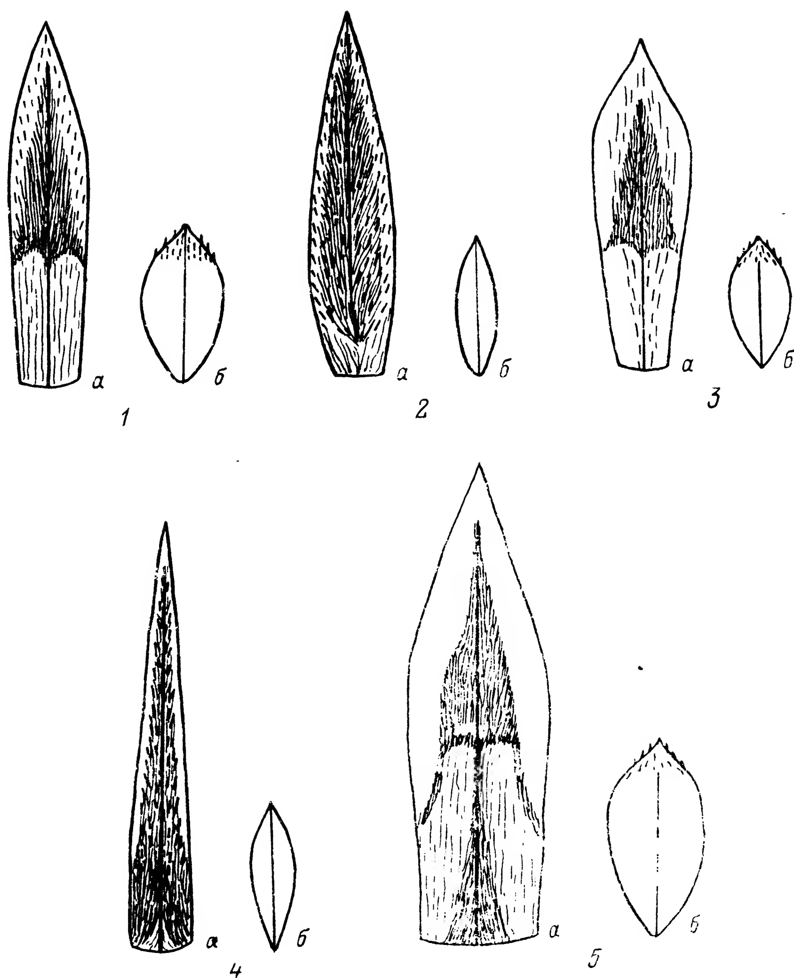


Рис. 1. *Eriophorum chamissonis* (*1*), *E.* × *medium* (*2*), *E. russeolum* (*3*), *E. scheuchzeri* (*4*), *E. mandshuricum* (*5*).

а — кроющая чешуя, *б* — плод.

синонима *E. chamissonis*, другие (Hultén, 1927; Толмачев, 1966), считая *E. chamissonis* nomen confusum, как было отмечено выше, относят его в синонимы *E. medium*.

E. medium был описан из Скандинавии N. Andersson (1857), который считал этот вид близким к *E. scheuchzeri* Hoppe. Вместе с тем Andersson выразил сомнение в том, что *E. medium* заслуживает ранга вида, отметив при этом, что описание данного растения сделано им с целью привлечения внимания к этой необычной (по его мнению) форме пушицы. Нами был изучен типовой экземпляр

E. medium, полученный из Государственного музея естественной истории, Стокгольм (S): «*Eriophorum medium* N. J. Ands. 1857. Lul. Lpm. prope Quickjock. N. J. Andersson». У этого образца обратнояйцевидные кремовые пуховки; чешуи ланцетные, заостренные, с очень узкими белоперепончатыми краями, темно-серые, к краям слегка коричневатые, с хорошо заметными красноватыми штрихами; пыльники линейные, 1 мм дл.; плоды узко-обратнояйцевидные, удлиненные, 2.1—2.5 мм дл., 0.6—0.7 мм шир.

Ряд авторов (Raymond, 1954; Толмачев, 1966; Егорова, 1976; Jermy, 1980; Кожевников, 1988) отмечает, что *E. medium* по своим признакам занимает промежуточное положение между *E. russeolum* и *E. scheuchzeri*. Высказывались предположения о его гибридном происхождении (Raymond, 1954; Толмачев, 1966, 1986; Jermy, 1980). Типовой экземпляр *E. medium* действительно сочетает в себе признаки *E. russeolum* и *E. scheuchzeri*. Пуховки у него обратнояйцевидные, как у *E. russeolum* (у *E. scheuchzeri* они шаровидные или полушаровидные). Кроющие чешуи по окраске очень сходны с чешуями *E. scheuchzeri*, но по форме (ланцетные, заостренные) они находятся между чешуями этих 2 видов (у *E. russeolum* чешуи обычно яйцевидные, туповатые, у *E. scheuchzeri* — узколанцетные, длинно-заостренные, часто почти игловидные). Пыльники значительно короче ((0.8) 0.9—1 (1.2) мм дл.), чем у *E. russeolum* ((1.5) 2—3 мм дл.), но несколько длиннее, чем обычно у *E. scheuchzeri* (0.5—1 мм дл.). Плоды по форме и размерам (узко-обратнояйцевидные, удлиненные, гладкие, 2.1—2.5 мм дл., 0.6—0.7 мм шир.) более сходны с плодами *E. scheuchzeri* (узко-обратнояйцевидные, удлиненные, гладкие, 1.9—2 (2.3) мм дл., 0.5—0.6 мм шир.), чем с плодами *E. russeolum* (обратнояйцевидные, очень редко эллиптические, обычно с шипиками на верхушке, 2—2.2 (2.5) мм дл., (0.8) 0.9—1 мм шир.) (рис. 1, *2—4*).

Изучение гербарного материала по *E. russeolum* и *E. scheuchzeri* из разных частей их ареалов, а также растений, определенных как *E. medium*, позволило установить, что экземпляры, идентичные типу *E. medium*, встречаются в Феноскандии и изредка на севере России. Учитывая промежуточный характер признаков *E. medium*, а также то обстоятельство, что образцы его известны только из районов совместного произрастания *E. russeolum* и *E. scheuchzeri*, мы подобно ряду указанных выше авторов считаем его гибридом между 2 последними видами.

Представление же об *E. medium* как о широко распространенном виде (Hultén, 1927, 1960; Толмачев, 1966; Кожевников, 1988; Тимохина, Бондарева, 1990) сложилось, на наш взгляд, вследствие того, что за него принимали другие пушицы. Как *E. medium* определялись, во-первых, не вполне типичные образцы *E. russeolum* (с более светло окрашенными пуховками, более темными кроющими чешуями с узкими белоперепончатыми краями, более короткими пыльниками и гладкими плодами), а, во-вторых, два еще не описанных таксона, один из которых входит в группу родства *E. scheuchzeri* и будет рассматриваться в другой статье, второй мы описываем здесь в качестве подвида *E. russeolum* — *E. russeolum* subsp. *leiocarpum* Novosselova subsp. nov. От *E. russeolum* s. str. он отличается белыми, редко кремоватыми (а не рыжими) пуховками, обычно черными или темно-серыми (а не серыми) кроющими чешуями, несколько более короткими, (0.7) 1—2 (3) мм дл. (а не (1.5) 2—3 мм дл.), пыльниками, гладкими или почти гладкими (а не с многочисленными шипиками на верхушке) плодами. От *E.* × × *medium* он отличается яйцевидными или узко-яйцевидными (а не ланцетными, заостренными), темно-серыми или черными, с хорошо выраженными белоперепончатыми краями, иногда со слабыми красноватыми штрихами (а не темно-серыми, к краям слегка коричневатыми, с очень узкими белоперепончатыми краями и с хорошо заметными красноватыми штрихами) кроющими чешуями, более длинными, (0.7) 1—2 (3) мм дл. (а не (0.8) 0.9—1 (1.2) мм дл.), пыльниками, обратнояйцевидными, редко эллиптическими (а не узко-обратно-

яйцевидными, удлиненными) плодами (1.9) 2—2.2 (2.5) мм дл., (0.8) 0.9—1 мм шир. (а не 2.1—2.5 мм дл., 0.6—0.7 мм шир.). *E. russeolum* subsp. *leiocarpum* распространен в арктических районах Азии и Северной Америки. К нему принадлежат рассмотренные выше экземпляры с белыми пуховками, собранные Шамиссо на п-ове Камчатка и о-ве Уналашка, а также растения (за исключением скандинавских), отнесенные Raymond (1954) к *E. russeolum* var. *albidum* Nyl.

E. russeolum var. *albidum* Nyl. был описан из Скандинавии (Nylander, 1852). Изучение протолога данной разновидности и гербарных образцов *E.* × *medium* и *E. russeolum* с этой территории позволило считать *E. russeolum* var. *albidum* тождественным *E.* × *medium*.

Из таксонов родства *E. russeolum* осталось рассмотреть *E. russeolum* var. *majus*, *E. mandshuricum* и *E. eximium*. Названная разновидность была описана S. Sommier (1896) из Западной Сибири, с низовьев р. Оби («Muji»). В оригинальном описании она охарактеризована как крупное растение с широкими и отчетливо белоперепончатыми кроющими чешуями, интенсивно рыжими пуховками, а также коротко-щетинистыми в верхней части плодами. Исследование гербарного материала с низовьев р. Оби позволило заключить, что эта разновидность не отличается от типичной *E. russeolum*. Все признаки, упомянутые в протологе, характерны и для европейских растений *E. russeolum*.

E. mandshuricum был описан К. Ф. Мейнсгаузеном (Meinshausen, 1901) с юга российского Дальнего Востока (южное Приморье). Растения этого вида близки к *E. russeolum*, от которого отличаются узко-обратнояйцевидными (а не широко-обратнояйцевидными или обратнояйцевидными) пуховками; более длинной ((0.7) 1—1.5, а не 0.7—1.3 см дл.) самой нижней кроющей чешуей; серыми или светло-серыми, с очень широкими белоперепончатыми краями, иногда почти прозрачными (а не серыми или темно-серыми, с более или менее широкими белоперепончатыми краями) остальными кроющими чешуями; более длинными, (2) 2.5—3 (4) мм дл. (а не (1.5) 2—3 мм дл.) пыльниками; эллиптическими, (2) 2.5—2.9 (3) мм дл., (1) 1.1 (1.3) мм шир. (а не обратнояйцевидными, редко эллиптическими, 2—2.2 (2.5) мм дл., (0.8) 0.9—1 мм шир.), плодами (рис. 1, *5*).

Изучение обширного гербарного материала по *E. russeolum* и *E. mandshuricum* позволило выявить следующие закономерности. Типичные растения *E. russeolum* не встречаются в Сибири восточнее р. Лены. *E. mandshuricum* распространен на юге Восточной Сибири и Дальнего Востока. По всей территории Восточной Сибири и Дальнего Востока (кроме арктических и южных районов) произрастает пушица, отличающаяся от типичной *E. mandshuricum* более мелкими, 2—2.3 мм дл., 0.9—1 мм шир. (а не (2) 2.5—2.9 (3) мм дл., (1) 1.1 (1.3) мм шир.), плодами и заслуживающая, на наш взгляд, выделения в качестве подвида *E. mandshuricum* — *E. mandshuricum* subsp. *sibiricum* Novosselova subsp. nov.

Просматривая коллекции Гербария Ботанического института (LE), мы обнаружили типовой экземпляр описанного В. Н. Васильевым (1940) вида — *E. eximium* V. Vassil. («Долина реки Магадан у бухты Нагаево, 5 IX 1930, Н. Н. Боев»). Заметим, что этот вид известен только по типовому экземпляру. А. Е. Кожевников (1988) высказывает предположение, что *E. eximium* близок к *E. russeolum*. Типа *E. eximium* он не видел. Мы также придерживаемся мнения, что это растение входит в группу пушиц родства *E. russeolum*, поскольку ему свойствен такой характерный признак, как наличие шипиков на верхушке плода. Но *E. eximium* нельзя отнести к *E. russeolum*, так как от типового подвида он отличается цветом пуховок (кремоватые или белые, а не рыжие), а от *E. russeolum* subsp. *leiocarpum* — наличием густых шипиков в верхней части плода. Требуются дальнейшие исследования вида.

Приводим ключ для определения видов и подвидов родства *E. russeolum* и их конспект.

1. Плоды узко-обратнояйцевидные, удлиненные, 2.1—2.5 мм дл., 0.6—0.8 мм шир. . . . . 4. *E.* × *medium*.
+ Плоды обратнояйцевидные или эллиптические, (1.7) 2—3 (4) мм дл., (0.7) 1—1.3 мм шир. . . . . 2.
2. Плоды обратнояйцевидные, редко эллиптические, (1.7) 2—2 (2.5) мм дл., (0.7) 0.9—1 мм шир.; самая нижняя чешуя 7—12 мм дл. . . . . 3.
+ Плоды эллиптические, 2—3 мм дл., 1—1.3 мм шир.; самая нижняя чешуя 10—30 мм дл. . . . . 5.
3. Пуховки кремоватые или белые; плоды в верхней части с густыми шипиками . . . . 5. *E. eximium*.
+ Пуховки рыжие, если белые или кремоватые, то тогда плоды гладкие, редко с единичными шипиками . . . . 1. *E. russeolum* . . . . 4.
4. Пуховки от светло-рыжих до коричневатых, редко кремовые; плоды, как правило, с шипиками на верхушке . . . . . 1a. *E. russeolum* subsp. *russeolum*.
+ Пуховки белые, иногда кремоватые, плоды гладкие, редко с единичными шипиками . . . . 1b. *E. russeolum* subsp. *leiocarpum*.
5. Стебли толстые, 2—2.5 (3) мм в диам.; пуховки широко-обратнояйцевидные или почти шаровидные; самая нижняя кроющая чешуя 18—20 (30) мм дл.; пыльники 1—1.5 (2) мм дл. . . . . 3. *E. chamissonis*.
+ Стебли тонкие, 0.8—1.2 мм в диам.; пуховки узко-обратнояйцевидные; самая нижняя кроющая чешуя (9) 12—15 (17) мм дл.; пыльники 2.5—3 мм дл. . . . . 2. *E. mandshuricum* . . . . 6.
6. Плоды (2.3) 2.5—3 мм дл., 1.1 (1.3) мм шир. . . . . 2a. *E. mandshuricum* subsp. *mandshuricum*.
+ Плоды 2—2.3 мм дл., 0.9—1 мм шир. . . . . 2b. *E. mandshuricum* subsp. *sibiricum*.

1. *E. russeolum* Fries, 1838, in C. Hartm. Handb. Scand. Fl. ed. 3: 13; Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 35, p. p.; A. Löve, 1948, Bot. Not. 1 : 105; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 77, p. p.; Polunin, 1959, Circump. Arct. Fl.: 107; Толм. 1966, Аркт. Фл. СССР, 3 : 15; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281; Хохряков, 1985, Фл. Магадан. обл.: 72, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 14, p. p. — *E. russeolum* var. *majus* Somm. 1896, Fl. Ob Infer.: 103. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 83, p.p.; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 79, p. p. — *E. medium* auct. non Anderss.: Hult. 1927, Fl. Kamtch. 1 : 161, p. p.; id. 1960, Fl. Aleut. Isl.: 109; Толм. 1966, цит. соч.: 18, p. p.; A. E. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 197, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, цит. соч.: 13, p. p. — *E. russeolum* var. *albidum* auct. non Nyl.: Raymond, 1954, l. c.: 78, excl. pl. scand.; Porsild, 1957, Ill. Fl. Canad. Arct. Arch.: 42; Hult. 1968, Fl. Al.: 203, p. p. — Пушица рыжеватая.

Описан из Европы; typus — UPS.

1a) *E. russeolum* subsp. *russeolum*. — *E. russeolum* Fries, 1838, in C. Hartm. Handb. Scand. Fl. ed. 3: 13; Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 35, p. p.; A. Löve, 1948, Bot. Not. 1 : 105; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 77, p. p.; Polunin, 1959, Circump. Arct. Fl.: 107, p. p.; Толм. 1966, Аркт. Фл. СССР, 3 : 15, p. p.; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 14, p. p. — *E. russeolum* var. *majus* Somm. 1896, Fl. Ob Infer.: 103. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 83, p. p. — Пушица рыжеватая.

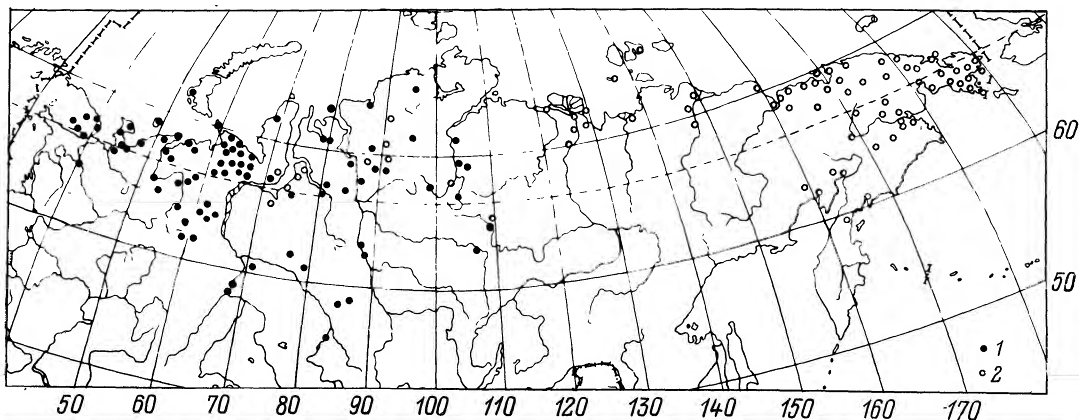


Рис. 2. Распространение *E. russeolum* в России.

1 — *E. russeolum* subsp. *russeolum*, *2* — *E. russeolum* subsp. *leiocarpum*.

Сырые мохово-травянистые тундры, мохово-осоковые болота, мочажины, заболоченные берега водоемов.

Арктические и субарктические районы Норвегии, Швеции и Финляндии; Россия:[1] Арктика (Аркт. Евр.; Н. Зем. — южный остров; Аркт. Сиб. — к западу от устья р. Оленек), европ. ч. (Кар.-Мурм. — Кольский п-ов; Дв.-Печ. — северная часть), Зап. Сибирь (Обск.), Вост. Сибирь (Енис.; Лен.-Кол. — басс. р. Хатанга); Канада (южное побережье Гудзонова залива, п-ов Лабрадор, побережье залива Св. Лаврентия, п-ов Новая Шотландия, о-в Ньюфаундленд). (Рис. 2, *1*).

E. russeolum subsp. *russeolum* значительно варьирует по форме и окраске кроющих чешуй, длине пыльников и окраске пуховок. Обычно кроющие чешуи этого подвида яйцевидные, туповатые, с широкими белоперепончатыми краями, серые, без красноватых штрихов. Но они могут быть и продолговато-яйцевидными, островатыми, с узкими белоперепончатыми краями, темно-сёрыми или черными, с красноватыми штрихами. Пыльники этого подвида (1.5) 2—3 мм дл., причем длина их в разных частях колоска различна. Пуховки имеют разные оттенки рыжего цвета — от светло-рыжего, почти кремового, до темного, близкого к коричневому. Наиболее стабильный комплекс признаков наблюдается у плодов; они обратнояйцевидные, (1.9) 2—2.2 (2.5) мм дл., (0.8) 0.9—1 мм шир., в верхней части обычно с шипиками, редко гладкие.

1b) E. russeolum subsp. leiocarpum Novosselova subsp. nov. — *E. medium* auct. non Anderss.: Hult. 1927, Fl. Kamtch. 1 : 161, p. p.; id. 1960, Fl. Aleut. Isl.: 109; Толм. 1966, Аркт. Фл. СССР, 3 : 18, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 197, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 13, p. p. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 79, p. p. — *E. russeolum* var. *albidum* auct. non Nyl.: Raymond, 1954, l. c.: 78, excl. pl. scand.; Porsild, 1957, Ill. Fl. Canad. Arct. Arch.: 42; Hult. 1968, Fl. Al.: 203, p. p. — *E. russeolum* auct. non Fries: Polunin, 1959, Circump. Arct. Fl.: 107, p. p.; Толм. 1966, цит. соч.: 15, p. p.; Хохряков, 1985, Фл. Магадан. обл.: 72, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, цит. соч.: 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, цит. соч.: 14, p. p. — Пушица гладкоплодная.

A subspecie typica caulibus humilioribus (14) 20—30 (35) cm (nec 15—80 cm) altis, setis albis vel subcremeis (nec varie rufis: a pallide rufis ad brunnescentes, raro subcremeis), bracteis atro-griseis vel nigris (nec griseis vel atro-griseis), antheris

---

[1] Распространение в России дается в основном по районам «Флоры СССР» (1964).

subbrevioribus, (0.7) 1—2 (3) mm (nec (1.5) 2—3 mm) lg., fructibus levibus vel aculeolis singulis apice munitis (nec aculeolis numerosis apice munitis, rarissime levibus) differt.

Typus: «Czukotka Orientalis (ora borealis), in vicinus pagi Nutepelmen, vallis rivi in sinum Pyngo-pilchin influentis, 16 VIII 1969, A. A. Neczaeva, T. V. Plieva» (LE).

От типового подвида отличается более низкими, (14) 20—30 (35) см выс. (а не 15—80 см выс.), стеблями; белыми или кремоватыми (а не разных оттенков рыжего цвета — от светло-рыжих до коричневатых, редко кремовыми) пуховками; темно-серыми или черными (а не серыми или темно-серыми) кроющими чешуями; несколько более короткими, (0.7) 1—2 (3) мм дл. (а не (1.5) 2—3 мм дл.), пыльниками; гладкими или с единичными шипиками на верхушке (а не с многочисленными шипиками на верхушке, очень редко гладкими) плодами.

Тип: «Восточная Чукотка (северное побережье), окр. пос. Нутепельмен, долина ручья, впадающего в губу Пынго-пильхин, галечник, 16 VIII 1969, А. А. Нечаева, Т. В. Плиева» (LE!).

Сырые тундры, болота, болотистые берега водоемов.

Россия: Арктика (Аркт.-Сиб. — к западу от устья р. Оби; Чук.; Анад.), Вост. Сибирь (Лен.-Кол. — низовья р. Колымы, басс. р. Омолона); США (Аляска); Канада (арктические и северные районы, побережье Гудзонова залива, север п-ова Лабрадор). (Рис. 2, *2*).

2. *E. mandshuricum* Meinsh. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 268. — *Scirpus russeolum* var. *major* (Somm.) T. Koyama, 1958, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 7, 6 : 360. — *E. russeolum* auct. non Fries: Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 35, p. p.; Ohwi, 1944, Mem. Col. Sci. Kyoto Univ. 18, 1 : 92; Tang et Wang, 1961, Fl. Reip. Pop. Sin. 11 : 39; Y. T. Lee, 1976, Fl. Coreana, 7 : 274; Хохряков, 1985, Фл. Магадан. обл.: 72, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 14, p. p. — *E. russeolum* var. *majus* auct. non Somm.: Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 78, p. p.; Tang et Wang, 1961, l. c.: 39; Hult. 1968, Fl. Al.: 202. — Пушица маньчжурская.

Описан с юга российского Дальнего Востока; lectotypus: «Mandschuria, д. Григорьевка, р. Чихезе (?), по зыбким болотам, скученно, 1—5 VI 1898, Paltschewski» (LE!) — Novosselova (h. l.).

2a) *E. mandshuricum* subsp. *mandshuricum* — *E. mandshuricum* Meinsh. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 268. — *Scirpus russeolum* var. *major* (Somm.) T. Koyama, 1958, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 7, 6 : 360. — *E. russeolum* auct. non Fries: Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 35, p. p.; Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. 18, 1 : 92; Tang et Wang, 1961, Fl. Reip. Pop. Sin. 11 : 39; Y. T. Lee, 1976, Fl. Coreana, 7 : 274; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 14, p. p. — *E. russeolum* var. *majus* auct. non Somm.: Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 78, p. p.; Tang et Wang, 1961, l. c.: 39; Hult. 1968, Fl. Al.: 202. — Пушица маньчжурская.

Болота, лесные поляны, заболоченные берега водоемов.

Россия: Вост. Сибирь (Анг.-Саян. — к востоку от оз. Байкал; Лен.-Кол. — басс. р. Олекмы, верховья р. Алдана; Даур.), Дальн. Восток (Зее-Бур.; Удск.; Сах.; Уссур.); Монголия (сев.-вост.); Китай (сев.-вост.); КНДР (сев.); США (Алеутские о-ва, тихоокеанское побережье Аляски). (Рис. 3, *1*).

2b) **E. mandshuricum subsp. sibiricum Novosselova subsp. nov.** — *E. russeolum* auct. non Fries: Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 35, p. p.; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 77, p. p.; Хохряков, 1985, Фл. Магадан. обл.: 72, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 14, p. p. — Пушица сибирская.

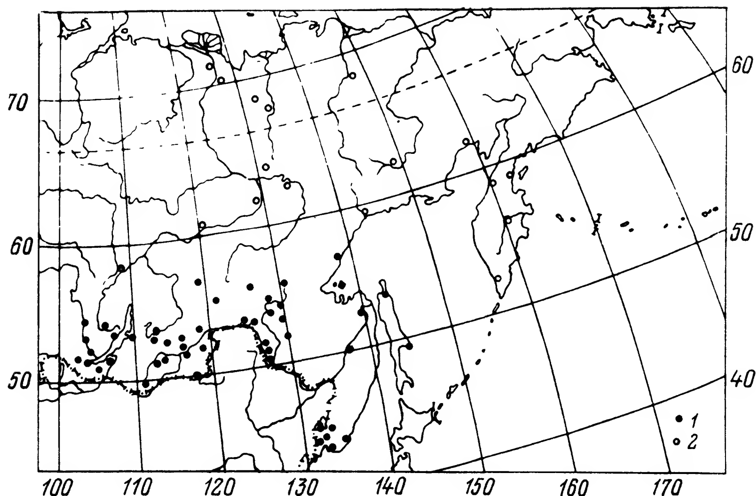


Рис. 3. Распространение *E. mandshuricum* в России.
1 — *E. mandshuricum* subsp. *mandshuricum*, *2* — *E. mandshuricum* subsp. *sibiricum*.

A subspecie typica fructibus minoribus, 2—2.3 mm lg., 0.9—1 mm lt. (nec (2) 2.5—2.9 (3) mm lg., (1) 1.1 (1.3) mm lt.) differt.

Typus: «Jakutia, pars superior systematis fl. Tjugjun, locus Eren-koel dictus, palus herbosa ad ripam lacus, 5 VII 1912, N 593, R. I. Abolin» (LE).

От типового подвида отличается более мелкими, 2—2.3 мм дл., 0.9—1 мм шир. (а не (2) 2.5—2.9 (3) мм дл., (1) 1.1 (1.3) мм шир.), плодами.

Тип: «Якутский округ, верхняя часть басс. р. Тюгюня, урочище Эрен-кель, травяное болото по берегу озера, 5 VII 1912, № 593, Р. И. Аболин» (LE!).

Сырые тундры, болота, заболоченные берега водоемов, лесные поляны. Россия: Арктика (Анад. — северное побережье залива Шелихова, побережья Пенжинской губы), Вост. Сибирь (Лен.-Кол.), Дальн. Восток (Камч.; Охот.). (Рис. 3, *2*).

3. *E. chamissonis* C. A. Mey. 1829, in Ledeb. Fl. Alt. 1 : 70, p. p.; id. 1831, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 1 : 204, tab. 3; Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 83, p. p.; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 79, p. p. — *E. russeolum* auct. non Fries: Polunin, 1959, Circump. Arct. Fl.: 107, p. p. — *E. russeolum* var. *majus* auct. non Somm.: Hult. 1960, Fl. Aleut. Isl.: 110. — Пушица Шамиссо.

Описан с Алтая и Алеутских о-вов; lectotypus: «Legit Eschsch. in Unalaschka» (LE!) — Novosselova (h. l.).

Сырые тундры, болота, болотистые берега водоемов.

США (Алеутские о-ва, тихоокеанское побережье Аляски, Скалистые горы, западная часть района Великих озер); Канада (южные районы).

Raymond (1954) выделяет в пределах этого вида f. *turneri* Raymond с белыми пуховками.

4. *E.* × *medium* Anderss. 1857, Bot. Not.: 62 (pro sp.); Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 80, excl. f. *rufescens* (Anderss.) Blomgren; Толм. 1966, Аркт. Фл. СССР, 3 : 18, p. p.; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281. — *E. russeolum* var. *albidum* Nyl. 1852, Acta Soc. Sci. Fenn. 3, 1 : 10. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 36, p. p. — Пушица средняя.

Описан из Швеции; typus: «Lul. Lpm. prope Quickjock, 1857, N. J. Andersson» (S!).

Сырые тундры, заболоченные берега озер и рек, мочажины, болота.

Арктические и субарктические районы Норвегии, Швеции и Финляндии; Россия: Арктика (Аркт.-Евр.; Аркт.-Сиб. — к западу от устья р. Оленек), европ. ч. (Кар.-Мурм. — Кольский п-ов; Дв.-Печ. — северная часть), Зап. Сибирь (Обск.), Вост. Сибирь (Енис.; Лен.-Кол. — басс. р. Хатанги).

Представляет собой гибрид между *E. russeolum* и *E. scheuchzeri*, изредка встречающийся в районах совместного произрастания названных видов.

5. *E. eximium* V. Vassil. 1940, Бот. матер. (Ленинград), 8, 7 : 107, рис. 3; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, in adnot ad *E. russeolum*. — Пушица исключительная.

Описан с севера российского Дальнего Востока; typus: «Долина р. Магадан у бухты Нагаево, 5 IX 1930, Н. Н. Боев» (LE!).

Вид известен только по типовому экземпляру.

В заключение выражаю глубокую благодарность научному руководителю Т. В. Егоровой за помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев В. Н. К систематике дальневосточных видов рода *Eriophorum* L. // Бот. матер. (Ленинград). 1940. Т. 8. Вып. 7. С. 101—108. — *Егорова Т. В.* Род Пушица — *Eriophorum* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 98—104. — *Кожевников А. Е.* Род Пушица — *Eriophorum* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1988. Т. 3. С. 190—199. — *Тимохина С. А., Бондарева Н. В. Eriophorum* L. — Пушица // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 3. С. 11—15, 172—177. — *Толмачев А. И.* Род *Eriophorum* L. — Пушица // Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1966. Т. 3. С. 9—28. — *Толмачев А. И.* Методы сравнительной флористики и проблемы филогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 195 с. — *Флора* СССР. Алфавитные указатели к тт. I—XXX. М.; Л.: Наука, 1964. 264 с. — *Юзепчук С. В.* Род Пушица — *Eriophorum* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 3. С. 26—37. — *Andersson N. J.* Om i Sverige förekommande arter af slägtet *Eriophorum* med ett ax // Bot. Not. 1857. S. 62—63. — *Fernald M. L.* The North American species of *Eriophorum* // Rhodora. 1905. Vol. 7. N 77. P. 81—92. — *Hultén E.* Flora of Kamtchatka and the ajacent islands. I // Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. Ser. 3. 1927. Bd 5. H. 1. S. 161—162, 311. — *Hultén E.* Flora of the Aleutian islands and westernmost Alaska peninsula with notes on the flora of Commander islands. Codicote; Herts; N. Y., 1960. 376 p. — *Jermy A. C. Eriophorum* L. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1980. Vol. 5. P. 280—281. — *Ledebour C. F.* Flora Altaica. Bd 1. Berolini, 1829. 440 S. — *Meinshausen K. F.* Die Cyperaceen der Flora Russlands // Тр. Петерб. бот. сада. СПб., 1901. Т. 18. Вып. 3. С. 221—404. — *Nylander F.* Eriophori monographia // Acta Soc. Sci. Fenn. 1852. T. 3. N 1. S. 1—23. — *Raymond M.* What is *Eriophorum chamissonis* C. A. Mey.? // Sv. Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. H. 1. S. 65—82. — *Sommier S.* Flora dell' Ob inferiore. Firenze, 1896. 227 S. — *Steudel E. G.* Synopsis Plantarum Glumacearum. Pars 2. *Cyperaceae.* Stuttgartiae, 1855. 348 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 IV 1993

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(571.63):582.542.1

В. П. Верхолат, П. В. Крестов, С. В. Осипов

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *DIMERIA NEGLECTA* (*POACEAE*)

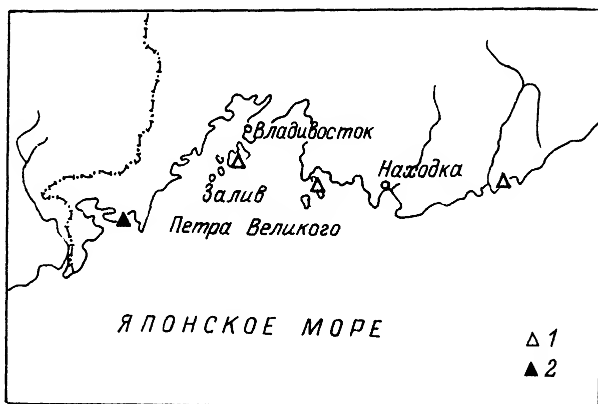
V. P. VERKHOLAT, P. V. KRESTOV, S. V. OSIPOV. NEW LOCALITY OF *DIMERIA NEGLECTA* (*POACEAE*)

Приведено новое местонахождение *Dimeria neglecta*, в связи с чем существенно расширяется известный ареал этого вида.

Вид *Dimeria neglecta* Tzvel. — один из самых северных представителей рода — имеет весьма ограниченный ареал на западном побережье Японского моря. К настоящему времени были известны три его местонахождения (см. рисунок): два — на островах залива Петра Великого (Русском и Путятина) и одно — близ морского побережья в материковой части южного Приморья (на территории Лазовского заповедника напротив о-ва Петрова) (Цвелев, 1957, 1976; Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966, 1982; Воробьев, 1982; Борзова и др., 1985; Сосудистые растения..., 1985; Таран, 1987).

Нами выявлено новое местонахождение вида, что значительно расширяет его известный ареал. 19 VIII 1991 авторами статьи вид *Dimeria neglecta* был обнаружен в бассейне бухты Алеут (западное побережье залива Петра Великого, Хасанский р-н Приморского края).

Растения собраны в широкой заболоченной долине ручья в 700 м от линии морского побережья. Растительный покров долины образован лугово-болотным комплексом, представляющим собой эколого-ценотический ряд — от разнотравно-вейниковых и вейниковых лугов (*Calamagrostis angustifolia* Kom.) до пушицево-осоковых (*Carex meyerana* Kunth) и вахтовых болот. Почвы — от лугово- и



Ареал *Dimeria neglecta*.

Местонахождения: *1* — известные ранее, *2* — новое.

перегнойно-глеевых до торфяно-глеевых и маломощных торфяников (Оценка ..., 1992). От моря лугово-болотный комплекс отделен полосой зарослей *Rosa rugosa* Thunb. и сухих приморских лугов на песчаных прибрежных валах.

Вид *Dimeria neglecta* с невысоким обилием обнаружен на насыщенных влагой участках между кочками *Carex meyerana* в окнах травостоя пушицево-осокового болота совместно с *Eriocaulon decemflorum* Maxim., *E. ussuriense* Koern. ex Regel, *Bulbostylis densa* (Wall.) Hand.-Mazz., *Arthraxon langsdorfii* (Trin.) Roshev. Болото окаймляет подошву увала полосой около 100 м. Травостой невысокий (до 40 см), проективное покрытие 60—70 %. Доминируют *Carex meyerana*, образующий низкие кочки (10—15 см), а также *Eriophorum gracile* Koch и *E. polystachion* L. С меньшим обилием в сложении травостоя участвуют гигрофильные корневищные осочки (*Carex laxa* Wahlenb., *C. limosa* L., *C. lasiocarpa* Ehrh.) и гигрофильные болотные травы (*Rhynchospora fujiana* Makino, *Triadenum japonicum* (Blume) Makino, *Lycopus maackianus* (Maxim.) Makino, *Sium tenue* (Kom.) Kom., *Parnassia palustris* L., *Sanguisorba parviflora* (Maxim.) Takeda).

Эколого-ценотические условия местопроизрастания вновь обнаруженных экземпляров *Dimeria neglecta* не выходят за пределы уже известных для этого вида: это избыточно увлажненные участки расположенных близ моря болот с низким травостоем и сплавины.

Мы благодарны Н. С. Пробатовой за просмотр собранных образцов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борзова Л. М., Клычкова Т. В., Пробатова Н. С., Семкин Б. И., Харкевич С. С. Повторное открытие редчайшего вида *Dimeria neglecta* (*Poaceae*) в Приморском крае // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1261—1265. — *Воробьев Д. П.* Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л.: Наука, 1982. 253 с. — *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 491 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Оценка* воздействия ветро-энергетического комплекса в районе пос. Зарубино (Хасанский район) на окружающую среду. Заключительный отчет. Владивосток, 1992. 64 с. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Т. 1 / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л.: Наука, 1985. 398 с. — *Таран А. А.* Новые виды сосудистых растений для флоры Лазовского государственного заповедника (Приморский край) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1673—1678. — *Цвелев Н. Н.* Заметки о злаках флоры СССР // Бот. матер. Гербария БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л., 1957. Т. 18. С. 22—33. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 22 I 1993

УДК 581.9(574):582.641.6

А. А. Иващенко

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *THESIUM MINKWITZIANUM* (*SANTALACEAE*) В КАЗАХСТАНЕ

A. A. IVASHCHENKO. NEW LOCALITY OF *THESIUM MINKWITZIANUM* (*SANTALACEAE*) IN KAZAKHSTAN

Описано новое местообитание *Thesium minkwitzianum* из хр. Боролдайтау в Сырдарьинском Каратау.

Ленец Минквиц *Thesium minkwitzianum* B. Fedtsch. — редчайший эндемик западной части Западного Тянь-Шаня, реликт третичного периода, описанный из

пестроцветных низкогорий к северу от Ташкента (близ ст. Жилга, Южный Казахстан), занесенный в «красные» книги Казахстана и Узбекистана, долгое время считался исчезнувшим, поскольку ни в классическом местонахождении, ни в двух других известных точках (Машат и Чушкабулак) после 1939 г., несмотря на многочисленные поиски, ни разу не был обнаружен (Павлов, Липшиц, 1934; Голоскоков, 1960, 1981; Габриэлян и др., 1981; Левичев, 1984). В 1982 г. Р. В. Камелиным и И. Г. Левичевым малочисленная популяция вида была найдена в Чаткальском заповеднике (Красовская, Левичев, 1986). Наша находка, так же как и предыдущая, удалена от мест известного ранее произрастания вида и находится в южной части хр. Боролдайтау в Сырдарьинском Каратау. Растение обнаружено в виде 2 недалеко расположенных друг от друга популяций.

Более крупная популяция размещается в средней части крутого (уклон около 45°) северного склона левобережья р. Кокбулак (950 м над ур. м.) в непосредственной близости от кордона лесника. Почва суглинистая, поверхность ее слабо ощебненная и сильно задернена. Общее проективное покрытие 90%. Ленец произрастает в составе разреженного шибляка [по терминологии Р. В. Камелина (1979)] из фисташки, боярышника понтийского, шиповника Эчисона со злаково-разнотравным травостоем и примесью степных кустарников (*Calophaca tianschanica* (B. Fedtsch.) Boriss., *Spiraea hypericifolia* L., *Rhamnus cathartica* L.), элементов крупнотравной горной полусаванны (*Prangos pabularia* Lindl., *Inula macrophylla* Kar. et Kir., *Elytrigia trichophora* Link, *Eremurus regelii* Vved.) и чернолесья (*Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem., *Acer semenovii* Regel et Herd., *Sorbus persica* Hedl., *Viola suavis* Rieb., *Cousinia sewerzowii* Regel, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub и др.).

В нижней части склона сообщество ограничено руслом реки с типичным для этого региона пойменным лесом, а по склону — зарослями степных кустарников и фриганоидов с участием *Rhaphidophyton regelii* (Bunge) Iljin, *Lepidolopha karatavica* Pavl., *Jurinea suffruticosa* Regel, *Astragalus neo-lipskyanus* M. Pop. и др. Последние 2 вида встречаются и в составе ценоза с ленцом Минквиц, включающего в себя в целом более 70 видов высших растений.

Площадь популяции около 0.5 га, в ней насчитывается не менее 150 особей *Thesium minkwitzianum*. В подавляющем большинстве это генеративные экземпляры разного возраста и разной степени развития. Единично встречаются имматурные особи. Ювенильных и проростков не обнаружено.

По морфологическим признакам найденные растения не отличаются от описанных во флористических сводках. Следует отметить только молочно-белый, а не желтоватый цвет отгиба листочков околоцветника, а также бóльшую высоту растения (от 25 до 50, а в среднем 37 см) и значительное количество побегов (до 36, в среднем 11.6 на куст). Плотность популяции неравномерная: максимальная (до 3—4 особей на 1 м^2) наблюдается под пологом крон фисташки и боярышника понтийского.

14 V 1991 ленец находился в фазе окончания цветения, 6 VI 1991 — в фазе созревания плодов.

Другая популяция находится в 300—400 м от первой, в нижней части восточного склона неглубокого узкого сая. Здесь в сходном местообитании, но в более густых зарослях шибляка на площади примерно 0.1 га произрастает около 40 особей, под кроны фисташки заходят лишь единичные экземпляры.

Обнаруженные 2 новые популяции этого редчайшего и находящегося на грани исчезновения вида представляют несомненный научный и природоохранный интерес. Отсутствие ювенильных экземпляров в популяциях свидетельствует об особой уязвимости вида. Следовательно, наряду с охранными мероприятиями требуются изучение биологии размножения и определение путей содействия естественному увеличению численности вида.

Урочищу, где расположены популяции, следует придать статус абсолютно охраняемой территории, тем более что в указанном местообитании произрастают

и другие, кроме уже названных, редкие и реликтовые растения: *Pyrus regelii* Rehd., *Celtis caucasica* Willd., *Bungea vesiculifera* (Herd.) Schischk., *Ungernia sewerzowii* (Regel) B. Fedtsch., *Tulipa greigii* Regel и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габриэлян Э. Ц., Денисова Л. В., Камелин Р. В. и др. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1981. 264 с. — *Голоскоков В. П.* Семейство Санталовые // Флора Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1960. Т. 3. С. 83—88. — *Голоскоков В. П.* Ленец Минквиц // Красная книга Казахской ССР. Ч. 2. Растения. Алма-Ата: Наука, 1981. 262 с. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Ботанико-географический анализ. Л.: Наука, 1979. 116 с. — *Красовская Л. С., Левичев И. Г.* Флора Чаткальского заповедника. Ташкент: Фан, 1986. 172 с. — *Левичев И. Г.* Ленец Минквиц // Красная книга Узбекской ССР. Т. 2. Растения. Ташкент: Фан, 1984. 150 с. — *Павлов Н. В., Липшиц С. Ю.* Эскиз флористических элементов Сырдарьинского Каратау // Сов. ботаника. 1934. № 1. С. 13—42.

Главный ботанический сад АН Казахстана
Алма-Ата

Получено 26 III 1993

УДК 581.9(571.5)

А. М. Зарубин, М. М. Иванова, И. Г. Ляхова, В. А. Барицкая, В. И. Ивельская

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ПРИБАЙКАЛЬЕ

A. M. ZARUBIN, M. M. IVANOVA, I. G. LYAKHOVA, V. A. BARITSKAYA, V. I. IVELSKAYA. FLORISTIC FINDINGS IN PRIBAIKALJE (WEST BAICAL REGION)

Приведены данные о находке 9 новых видов для Центральной Сибири: *Atriplex nitens, Impatiens glandulifera, Coronilla varia, Lotus corniculatus, Galium mollugo, Campanula sibirica, Galinsoga ciliata, Onopordum acanthium, Senecio viscosus.* Сообщается также о новых местонахождениях 27 видов, малоизвестных в отдельных районах Прибайкалья.

В результате обработки гербария, собранного авторами и студентами Иркутского государственного университета (ИГУ) во время полевых исследований, нами были обнаружены растения, новые для флоры Центральной Сибири, а также отмечен ряд новых местонахождений редких и малораспространенных растений. Далее приведен аннотированный список флористических находок. Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1981). Виды растений приведены в порядке расположения семейств по системе Энглера, внутри семейств — по алфавиту. Гербарий собранных растений хранится на кафедре ботаники и в ботаническом саду ИГУ.

Авторы признательны Г. А. Пешковой за проверку названий гербарных образцов *Galium mollugo, Campanula sibirica, Galinsoga ciliata.*

Новые для Центральной Сибири виды растений

Atriplex nitens Schkuhr (=*A. sagittata* Borkh.). Сорное растение, широко распространенное в Европе, на Кавказе, в Средней Азии, Западной Сибири, Малой Азии, Иране (Флора СССР, 1936). На востоке доходит до Алтая. Ближайшее изолированное местонахождение — окр. г. Красноярска (Определитель ..., 1979). Впервые найден в Центральной Сибири.

Собран в ряде мест г. Иркутска: о-в Конный на р. Ангаре, на насыпном перешейке близ стадиона «Динамо» (единичные экземпляры), 26 VII 1990,

М. Иванова; больничный комплекс на ул. Байкальской, VIII 1987, М. Иванова; вдоль забора близ станции переливания крови, 11 VIII 1990, М. Иванова; выше впадения р. Ушаковки в р. Ангару, у стройки между Пединститутом и очистной станцией, 2 VIII 1990, М. Иванова; на галечной дамбе на р. Ушаковке близ кооперативной лодочной станции, 10 VII 1990, М. Иванова; у забора Чаепрессовочной фабрики, на склоне к р. Ангаре, 5 VII 1990, М. Иванова.

Impatiens glandulifera Royle. В диком виде встречается в Индии, Гималаях. Как одичавшее растение отмечается в Средней Европе, Эстонии, европейской части России (Флора СССР, 1949). В. Н. Ворошилов (1966, 1982) указывает его для Приморья. В Центральной Сибири во многих населенных пунктах выращивается как декоративное растение. Энергично распространяется в природные условия.

Иркутская обл.: Слюдянский р-н, ст. Маритуй, 129-й км Кругобайкальской ж. д., у забора 23 VII 1991, А. Зарубин, М. Ионычева; Шелеховский р-н, ст. Большой Луг, на свалке, 25 IX 1991, А. Зарубин; г. Иркутск, ул. Кольцова, у забора, 28 IX 1991, А. Зарубин.

Coronilla varia L. Распространен в Средней и Восточной Европе, на Кавказе, в Средней Азии, Иране. Ближайшее местонахождение — г. Тюмень (Флора СССР, 1948). В Центральной Сибири собран впервые.

Иркутская обл., Слюдянский р-н, порт Байкал, 95-й км Кругобайкальской ж. д., на насыпи, 13 VIII 1991, И. Ляхова.

Lotus corniculatus L. Очень часто встречается в Европе, на Кавказе, в Средней Азии, Иране, Индии, как заносное растение — в Австралии (Флора СССР, 1945). М. И. Беглянова и Л. И. Кашина (Определитель ..., 1979) отмечают его на юге Красноярского края, а П. Д. Воробьев (Определитель растений Приморья ..., 1966) приводит как заносное растение для Дальнего Востока. В Центральной Сибири собран впервые.

Иркутская обл., Слюдянский р-н, порт Байкал, насыпь Кругобайкальской ж. д. в пределах поселка, 21 VII 1991, И. Ляхова, В. Барицкая, В. Ивельская.

Galium mollugo L. Широко распространен в Северной, Центральной и Атлантической Европе, Западном и Восточном Средиземноморье, Малой Азии, на Балканском п-ове, в Северной Америке (Флора СССР, 1958). Ворошилов (1982) отмечает его как заносное растение на Дальнем Востоке. В Центральной Сибири собран впервые.

Иркутская обл., Слюдянский р-н, порт Байкал, на ж.-д. насыпи, 21 VII 1991, В. Барицкая, В. Ивельская.

Campanula sibirica L. Широко распространен в Средней Европе, во многих районах европейской части России, в Западной Сибири, Средней Азии (Флора СССР, 1957). В Центральной Сибири собран впервые. Ближайшее местонахождение — степные районы Красноярского края (Определитель ..., 1979).

Г. Иркутск, пойма р. Иркут, остепненный луг близ пос. Селиваниха, 2 VII 1991, Л. Снегирева, Л. Филиппова, И. Тахтеева; там же, 12 VII 1991, А. Зарубин.

Galinsoga ciliata (Rafin) Blake. Североамериканский вид. Как заносное растение отмечается в европейской части России, на юге Дальнего Востока (Ворошилов, 1982; Никитин, 1983). В Центральной Сибири отмечен впервые.

Г. Иркутск, сквер им. Кирова, на газоне, 30 IX 1991, А. Зарубин, В. Барицкая; ул. Байкальская, близ автобусной остановки «Лисиха», на клумбе перед магазином «Кулинария», 5 VIII 1990, М. Иванова; там же, перед зданием Пушно-мехового

техникума, 15 VIII 1990, М. Иванова; там же, на газоне напротив магазина «Кедр», 3 IX 1991, М. Иванова.

Onopordum acanthium L. Как сорное растение обычен в Европе (кроме крайнего севера), на Кавказе, в Западной Сибири, Средней Азии, Малой Азии, Иране. Занесен в Северную Америку. Приводится для Ангаро-Саянского района Восточной Сибири (Флора СССР, 1963). Однако ни М. Г. Попов (1959), ни авторы «Флоры Центральной Сибири» (1979) и «Определителя растений юга Красноярского края» (1979) не включают данный вид в состав флоры указанного района. Приводим достоверный образец из Иркутской обл.

Окр. г. Иркутска, правобережье р. Ангары, у тракта близ с. Урик, 28 IX 1991, М. Иванова.

Senecio viscosus L. Сорный вид. Широко распространен в Европе, на Кавказе. Как заносное растение встречается в Северной Америке (Флора СССР, 1961). Известен также с Дальнего Востока — в районе г. Владивостока и близ ст. Приморской (Определитель растений Приморья ..., 1966). Для Центральной Сибири приводится впервые.

Г. Иркутск, бульвар Постышева, 5 VIII 1991, М. Иванова; там же, 7 IX 1991, М. Иванова. Бурятия, Северобайкальский р-н, между городами Северобайкальск и Нижнеангарск, на ж.-д. насыпи БАМ у туннеля близ устья р. Курлы, 1 IX 1990, М. Иванова.

Редкие и малоизвестные виды растений

Botrychium virginianum (L.) Sw. Распространен в Северной и Центральной Европе, Японии, Китае, Северной Америке, Западной и Восточной Сибири (Флора СССР, 1934; Флора Сибири, 1988). В Центральной Сибири известен из нескольких пунктов (Флора Центральной ..., 1979; Киселева, 1980). Приводим еще одну точку.

Иркутская обл., Шелеховский р-н, остановочный пункт «Дачная» близ г. Иркутска, смешанный лес, 10 VII 1988, Т. Аюпова.

Typha laxmannii Lepechin. Для Иркутской обл. ранее не приводился.

Г. Иркутск, правобережье р. Ангары близ пристани «Бульвар Постышева», заросли по ручью у Кирпичного завода, 5 VIII 1990, М. Иванова; Иркутская обл., Качугский р-н, сел. Верхоленск, правобережье р. Лены, протока между селениями Ремезово и Куницыно, 10 VI 1988, М. Иванова; там же, 30 VI 1988, Е. Соколова.

Sagittaria trifolia L. Растет по берегам рек, озер, арыков и других водоемов на Кавказе, в Средней Азии, Западной Сибири на Иртыше, в Восточной Сибири в Даурском районе «Флоры СССР», на Дальнем Востоке. Очень широко распространен в Южной Азии — от Персии до Японии и Зондских о-вов (Флора СССР, 1934). Авторы «Флоры Сибири» (1988) отмечают его в Красноярском крае в окр. г. Минусинска, в Бурятии — в долине р. Баргузин на оз. Саган-Нур. В Иркутской обл. собран впервые.

Иркутская обл., Черемховский р-н, с. Лохово, пойма р. Белой, старица близ села, 2 VIII 1991, А. Шарыпов; там же, на берегу оз. Перешеечное, в 1 км от с. Лохово, 6 VIII 1991, М. Парилов, И. Галин.

Briza media L. К востоку от Урала известен только из окр. г. Иркутска (Флора Центральной ..., 1979; Флора Сибири, 1990; Иванова, 1991).

Бурятия, Кабанский р-н, ст. Б. Мамай, 15 VIII 1987, Е. Гребенчукова.

Cinna latifolia (Trev.) Griseb. В Центральной Сибири встречается очень редко. Для бассейна р. Иркут вид ранее не приводился.

Иркутская обл., между селами Большая Быстрая и Шаманка, в 4—5 км выше пади Широкой, 24 IX 1990, М. Иванова; р. Бурлик, лиственнично-еловый лес с сосной, в распадке, 26 IX 1990, М. Иванова.

Cleistogenes kitagawae Honda. Даурско-маньчжурский степной вид. На западе доходит до Алтая (Флора СССР, 1934; Флора Сибири, 1990). С берегов оз. Байкал отмечается только М. И. Ивановой (1991), которая обнаружила его в нескольких пунктах на западном побережье.

Иркутская обл., Слюдянский р-н, ст. Маритуй, степной южный склон, 12 VIII 1991, А. Зарубин; ст. Старая Ангасолка, степной южный склон 23 VII 1991, А. Зарубин, М. Ионычева; порт Байкал, 76-й км Кругобайкальской ж. д., 20 IX 1991, М. Иванова.

C. squarrosa (Trin.) Keng. Евразиатский степной вид. Сборов с берегов оз. Байкал мало.

Иркутская обл., Слюдянский р-н, ст. Маритуй, степной южный склон, 14 VIII 1991, А. Зарубин.

Festuca extremiorientalis Ohwi. Свойствен умеренной части восточно-азиатской области и югу советского Дальнего Востока. В Сибири — реликтовое растение, представитель дальневосточной неморальной флоры. На западе достигает рек Катунь и Чарыш (Редкие ..., 1980; Флора Сибири, 1990). В Центральной Сибири приводится для ряда пунктов Бурятии — Чивыркуйского залива на оз. Байкал, р. Большой Амалат в Баунтовском р-не, с. Баян и р. Каменной в Джидинском р-не; в Читинской обл. — для Приаргунья; в Иркутской обл. — для сел. Култук, Тибельти, Порог на р. Уде, Патриха на р. Бирюсе (Киселева, 1979, 1981; Редкие ..., 1980; Флора Сибири, 1990).

Наши находки относятся к южному и западному Прибайкалью в пределах Бурятии и Иркутской обл., берегам оз. Байкал (Иркутская обл.) и южному Забайкалью (Читинская обл.).

Иркутская обл., между сел. Смоленщина и ст. Кая близ г. Иркутска, 7 VII 1991, М. Иванова; окр. ст. Кая Восточно-Сибирской ж. д., пойма р. Иркут, у подножия крутого правого склона, 7 VII 1991, М. Иванова; правобережье р. Иркут между селами Большая Быстрая и Шаманка, в 4—5 км выше пади Широкой, низкая речная терраса, редкостойный березово-сосновый лес с черемухой и *Euonymus sacrosancta* Koidz., 24 IX 1990, М. Иванова; там же, в 1 км выше пади Широкой; ключ Бурлик, щебнистый склон, под скалами, 25 IX 1990, М. Иванова; с. Баклаши, опушка долинного смешанного леса, 14 VII 1986, М. Иванова; левобережье р. Иркут напротив с. Введенщина, заросли черемухи в пойме, 1 VII 1987, М. Иванова; там же, близ с. Баушево, заросли пойменных кустарников, 8 VIII 1990, М. Иванова; ручей Кук-Юрт, правый приток р. Олхи — притока р. Иркут, близ ст. Большой Луг в зарослях пойменных кустарников, 18 VIII 1990, М. Иванова; Нижнеудинский р-н, дом отдыха «Водопад» близ г. Нижнеудинска, пойма р. Уды — правого притока р. Ангары, заросли кустарников в пойме, 25 VIII 1984, М. Иванова; оз. Байкал, юго-западное побережье, в 4 км к северу от пос. Большие Коты, устье распадка у горы Скрипер, под пологом *Duschekia fruticosa*, на галечнике, 14 IX 1989, М. Иванова; пос. Большие Коты, падь Малые Коты, в травяном березняке, 15 IX 1989, М. Иванова; между пос. Большие Коты и мысом Большой Кадильный, устье пади Средней, на речном галечнике в зарослях *Duschekia fruticosa*, 14 IX 1989, М. Иванова; долина р. Голоустной близ с. Кочергат, в зарослях черемухи, 8 IX 1989, М. Иванова; по левому притоку р. Голоустной, впадающему в нее в 5 км от берега оз. Байкал, в зарослях черемухи, 7 IX 1989, М. Иванова (встречается на протяжении не

менее 1 км от устья этого притока вверх по течению). Бурятия, Тункинский р-н, западные отроги хр. Хамар-Дабан, р. Харагун — правый приток р. Иркут, напротив курорта «Хонгор-Уула», сырой луг с вейником Лангсдорфа в пойме, 8 VIII 1987, М. Иванова. Читинская обл., Балейский р-н, с. Онохово, долина р. Унды — правого притока р. Онон, заросли *Alnus hirsuta* (Spach.) Turcz. и *Malus baccata* (L.) Borkh. в низине, 4 VII 1980, М. Иванова; там же, заросли *Salix schwerinii* E. Wolf и *Alnus hirsuta* с пышным травяным покровом, 11 VII 1980, М. Иванова.

Следует включить этот вид в состав растений, подлежащих охране в Иркутской и Читинской областях, как это рекомендовано в сводках (Малышев, Пешкова, 1979; Редкие ..., 1980).

Festuca pratensis Hudson. В Сибири обычен на востоке до бассейна р. Ангары. Активно расселяется в северном и восточном направлениях по р. Лене: встречается в районах Ленска, Олекминска и Алдана. Приводим образец из Северного Прибайкалья, где вид является заносным.

Бурятия, Северобайкальский р-н, ст. Кичера на БАМ, на газоне у вокзала, 7 IX 1990, М. Иванова.

Hordeum jubatum L. Североамериканский вид. Как адвентивное растение встречается во многих странах (Нечаев, 1974). В Центральной Сибири отмечался на ж.-д. насыпи близ станций Боярская, Мишиха, Клюевка (Флора Центральной ..., 1979), а также в г. Иркутске и на ст. Большой Луг (Зарубин и др., 1989).

Иркутская обл., Шелеховский р-н, ст. Гончарово, на ж.-д. насыпи, 14 VII 1991, А. Зарубин; г. Иркутск, пойма р. Иркут, ивняк возле пос. Селиваниха, 12 VII 1991, В. Ивельская, А. Зарубин; г. Иркутск, Академгородок, у дороги, 19 VII 1991, А. Попов, В. Суворов; г. Слюдянка, 7 VII 1991, М. Иванова. Бурятия, г. Северобайкальск, близ пристани, IX 1990, М. Иванова; там же, у автостанции, 7 IX 1990, М. Иванова; г. Нижнеангарск, на газоне, 28 VIII 1990, М. Иванова.

Melica altissima L. Известен из юго-восточной Европы, Западной Сибири, Средней Азии и Западного Китая, Джунгарии. В Восточной Сибири приводится лишь для двух пунктов — с. Кома в южной Бурятии и с. Паледуй на р. Лене (Флора Сибири, 1990). Приводим третье местонахождение в Восточной Сибири.

Иркутская обл., Шелеховский р-н, с. Введенщина, пойма р. Иркут, 30 V 1989, М. Иванова.

Panicum miliaceum L. Культурное растение, но изредка встречается как сорное. Широко распространено в субтропическом и умеренном поясах обоих полушарий (Флора СССР, 1934). В Иркутской обл. встречается редко.

Иркутская обл., Слюдянский р-н, порт Байкал, 72-й км Кругобайкальской ж. д., на насыпи, 12 VIII 1991, В. Барицкая; ст. Маритуй, 119-й км Кругобайкальской ж. д., на насыпи, 14 VIII 1991, А. Зарубин; с. Усть-Балей, 8 VIII 1974, М. Иванова; Тайшетский р-н, сел. Шелаево, в посевах, 11 VIII 1987, А. Киселева; между селениями Мольке и Лабигай, в посевах, 7 IX 1983, А. Киселева.

Poa annua L. Почти космополитный вид. По данным «Флоры Сибири» (1990), встречается во всех районах Западной Сибири, в Красноярском крае. К востоку от Хакасии не отмечен. Наши образцы с мелкими (не менее 1 мм дл.) пыльниками, по-видимому, относятся к этому виду.

Бурятия, Тункинский р-н, с. Шимки, на пастбище, 12 VI 1991, М. Иванова; г. Иркутск, устье р. Ушаковки, на сыром галечнике, 19 VII 1990, М. Иванова;

г. Иркутск, правый берег р. Ангары, у гостиницы «Интурист», заросли приречных растений, 18 VII 1990, М. Иванова.

P. remota Forsell. Обитает в умеренной Европе, Западной Сибири и Западном Китае. В Центральной Сибири известен из Тайшетского р-на Иркутской обл. (сел. Патриха) и двух пунктов на юго-восточном побережье оз. Байкал (сел. Брянск и р. Мишиха) (Флора Сибири, 1990). Приводим местонахождение образцов с юго-восточного побережья оз. Байкал, собранных к западу от названных мест.

Иркутская обл., Слюдянский р-н, левобережье р. Бабха (близ сел. Утулик), ниже впадения ручья Медвежьего, сырой лесной луг, 29 VIII 1991, М. Иванова.

Schizachne callosa (Turcz. ex Griseb.) Ohwi. Североазиатский вид. В Центральной Сибири встречается редко. Приводим новое местонахождение.

Иркутская обл., Иркутский р-н, дорога на Выгузово, мшистый кедровник, 4 VIII 1991, М. Иванова.

Spodiopogon sibiricus Trin. Восточноазиатский вид, на западе доходит до р. Ангары. В Иркутской обл. встречается редко. Приводим новые местонахождения.

Иркутская обл., в 8 км к югу от с. Голоустное, на крутом степном склоне, 13 VII 1991, М. Иванова; правобережье р. Ангары, сел. Максимовщина, склон к Ангаре, 11 IX 1991, М. Иванова.

Gagea granulosa Turcz. Евросибирский вид. В Центральной Сибири известен из двух пунктов — бухты Песчаной на оз. Байкал и с. Нилова Пустынь в Тункинской долине. Найден в двух пунктах на оз. Байкал.

Бурятия, Кабанский р-н, устье р. Большой Мамай, долинный смешанный лес с тополем душистым, 7 VI 1987, М. Иванова. Иркутская обл., с. Листвянничное, вершина пади Омельяниха, березняк разнотравный, 1 VII 1989, М. Иванова.

Calypso bulbosa (L.) Oakes. Включен в «Красную книгу РСФСР» (1988), «Красную книгу Бурятской АССР» (1988) и список растений, подлежащих охране на территории Иркутской обл. Известен из многих пунктов Центральной Сибири, но сборы немногочисленны. Приводим несколько новых пунктов.

Иркутская обл.: Шелеховский р-н, с. Введенщина, правый склон долины р. Иркут, сосновый лес травяной с моховым покровом, 30 V 1989, М. Иванова; с. Олха, сосновый лес на северном склоне по правобережью р. Олхи, 2 VI 1991, С. Иванов; Качугский р-н, с. Верхоленск, правобережье р. Лены, сосновый лес с моховым покровом из *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. и редким рододендроном даурским, 4 VI 1989, М. Иванова. Бурятия, Тункинский р-н, курорт «Аршан», сосновый лес с рододендроном даурским, 12 VI 1986, М. Иванова.

Epipactis helleborine (L.) Crantz. Включен в «Красную книгу Бурятской АССР» (1988). Распространен в Европе и Западной Азии. Для Центральной Сибири известно несколько местонахождений (Попов, 1957; Попов, Бусик, 1966; Сергиевская, 1972; Иванова, 1978; Флора Центральной ..., 1979; Иванова, Чепурнов, 1983; Водопьянова, 1984; Киселева, 1986; Зарубин и др., 1989). Приводим новые пункты.

В 38 км от г. Иркутска, тракт на сел. Култук, по нескольку экземпляров справа и слева от тракта, 6 VIII 1989, М. Иванова; Иркутская обл., Ангарский р-н, долина р. Китой (левый приток р. Ангары), с. Раздолье, сосновый лес с разнотравным покровом, 6 IX 1988, М. Иванова. Бурятия, Баргузинский р-н, п-ов Святой Нос на оз. Байкал, мыс Нижнее изголовье, юго-восточный травяной склон, 5 VIII 1988, В. Брянский; там же, урочище Глинки, на берегу Баргузинского

залива, сосняк рододендроновый, 4 VIII 1988, В. Брянский; там же, Чивыркуйский залив, бухта Змеевая, осинник, 3 VIII 1988, В. Брянский; северо-восточное побережье оз. Байкал, между падью Кедровой и р. Большой Чивыркуй, верховья сухих ручьев, 31 VII 1988, В. Брянский.

E. palustris (L.) Crantz. В Центральной Сибири проходит восточная граница ареала этого вида. Местонахождения его здесь немногочисленны (Флора Центральной ..., 1979; Киселева, 1979). Приводим новые пункты.

Г. Иркутск, пойма р. Иркут, луг в окр. пос. Селиваниха, 12 VII 1991, А. Зарубин; Иркутская обл., Ангарский р-н, правобережье р. Китой, с. Раздолье, редкостойный низкорослый сосняк с можжевельником обыкновенным и участием облепихи на низкой речной террасе, 7 IX 1989, М. Иванова.

Epipogium aphyllum (F. W. Schmidt) Sw. В Центральной Сибири встречается очень редко (Флора Центральной ..., 1979; Флора Сибири, 1987).

Иркутская обл.: Черемховский р-н, с. Поморцево, березово-осиново-сосновый лес, 12 VIII 1991, Л. Мыльникова; Шелеховский р-н, пос. Подкаменная, сосновый лес, 12 VIII 1990, А. Зарубин.

Neottianthe cucullata (L.) Schlechter. Внесен в «Красную книгу РСФСР» (1988). Изредка встречается в хвойных и смешанных лесах Центральной Сибири (Попов, 1957; Попов, Бусик, 1966; Флора Центральной ..., 1979; Зарубин и др., 1989). Приводим новые местонахождения.

Иркутская обл.: Черемховский р-н, с. Лохово, сосновый лес вблизи села, 4 VIII 1991, Л. Мыльникова; Ольховский р-н, о-в Ольхон на оз. Байкал, лиственнично-сосновый лес, 22 VIII 1991, И. Ляхова; Слюдянский р-н, порт Байкал, сосновый лес, 13 VIII 1991, В. Барицкая; там же, 95-й км Кругобайкальской ж. д., 10 VIII 1991, И. Ляхова; там же, 96-й км Кругобайкальской ж. д., 13 VIII 1991, И. Ляхова; там же, 102-й км Кругобайкальской ж. д., 11 VIII 1991, И. Ляхова; ст. Половинка, 112-й км Кругобайкальской ж. д., смешанный лес, 13 VIII 1991, А. Зарубин; там же, 113-й км Кругобайкальской ж. д., смешанный лес на северном склоне, 13 VIII 1991, А. Зарубин; ст. Маритуй, 121-й км Кругобайкальской ж. д., смешанный лес, 14 VIII 1991, А. Зарубин; там же, 122-й км Кругобайкальской ж. д., под лиственницей сибирской, 14 VIII 1991, А. Зарубин; г. Слюдянка, приустьевая часть р. Слюдянки, на галечнике, 7 VIII 1991, Е. Соколова; там же, низовья р. Слюдянки, в долинном лесу, 13 VII 1988, М. Иванова. Бурятия, Тункинский р-н, с. Жемчуг, сосняк на крутом склоне к р. Харагун, близ курорта «Хонгор-Уула», 8 VIII 1987, М. Иванова. Читинская обл., г. Балей, Борщевочный хр., лиственнично-березовый лес на северо-западном склоне, 15 VIII 1980, М. Иванова.

Platanthera bifolia (L.) Rich. Евросибирский вид. Встречается в пределах лесной зоны практически во всех районах европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, вне нашей страны — в Западной Европе, Малой Азии. В Центральной Сибири проходит восточная граница распространения вида. Новое местонахождение в Забайкалье лежит к востоку от границы ареала. Ближайший пункт сбора — верховья р. Гарека на Яблоновом хр. (Флора Сибири, 1987).

Читинская обл., Шелопугинский р-н, р. Унда — правый приток р. Онон, между селами Купряково и Глинянка, травяной березняк у подножия склона, 22 VII 1981, М. Иванова.

Parietaria debilis Forst. fil. В Центральной Сибири известен из нескольких пунктов.

Иркутская обл., Слюдянский р-н, порт Байкал, 102-й км Кругобайкальской ж. д., 11 VIII 1991, И. Ляхова; ст. Маритуй, 123-й км Кругобайкальской ж. д.,

в туннеле, 14 VIII 1991, А. Зарубин; г. Слюдянка, в 2—3 км выше управления предприятия «Перевал», в нишах скал по правому борту долины р. Похабихи, 23 IX 1991, М. Иванова.

Rumex gmelinii Turcz. Восточноазиатский вид. Обычен в Южном Забайкалье. Имеются немногочисленные находки на оз. Байкал (Иванова, 1980, 1991).

Иркутская обл., г. Слюдянка, приустьевая часть р. Слюдянки, 9 VIII 1991, М. Иванова; Слюдянский р-н, ст. Сухой Ручей, на осыпи дамбы, 3 X 1991, М. Иванова; г. Иркутск, на разнотравном склоне к р. Ангаре, 9 VII 1984, А. Киселева.

Psammophiliella muralis (L.) Ikonn. В Центральной Сибири приводится из двух точек в окр. г. Иркутска — селений Тальцы и Пивовариха (Флора Центральной ..., 1979).

Г. Иркутск, о-в Конный на р. Ангаре, сырой галечник на берегу старицы близ мостика, 6 VIII 1990, М. Иванова; Ершовский залив Иркутского водохранилища на р. Ангаре, на заросшей лесной дороге, 3 IX 1984, А. Киселева; там же, 1 VIII 1990, М. Иванова; в 1.5 км к западу от ст. Олха, по сухому распадку вдоль грунтовой дороги, 3 IX 1987, В. Телятьев; Шелеховский р-н, остановочный пункт «Трудный» Восточно-Сибирской ж. д., лесовозная дорога на вершине водораздела, 25 VIII 1990, М. Иванова.

Sagina saginoides Karsten. В Центральной Сибири был собран на западе и востоке Среднесибирского плоскогорья, в Восточном Саяне и на Хамар-Дабане (Флора Центральной ..., 1979).

Иркутская обл., с. Большая Речка, правобережье р. Ангары, по дороге на оз. Байкал, у бензозаправочной станции, в канаве, 18 VII 1991, М. Иванова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Водопьянова Н. С. Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья. Новосибирск: Наука, 1984. 157 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Зарубин А. М., Ивельская В. И., Ляхова И. Г.* Некоторые интересные флористические находки в Центральной Сибири // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1363—1372. — *Иванова М. М.* Флора Верхнеангарской долины // Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1978. С. 174—242. — *Иванова М. М.* Находки во флоре Центральной Сибири // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 277—281. — *Иванова М. М.* Находки во флоре Прибайкалья и южного Забайкалья // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 1007—1016. — *Иванова М. М., Чепурнов А. А.* Флора западного участка районов освоения БАМ. Новосибирск, 1983. 223 с. — *Киселева А. А.* Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна. 1 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1979. Вып. 3. С. 59—62. — *Киселева А. А.* Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна. 2 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1980. Вып. 2. С. 20—22. — *Киселева А. А.* Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна. 3 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1981. Вып. 3. С. 105—106. — *Киселева А. А.* Дополнение к флоре Усть-Кутского и Казачинско-Ленского районов Иркутской области. 2 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1986. Вып. 3. С. 8—9. — *Красная* книга Бурятской АССР. Улан-Удэ: Бурятск. кн. изд-во, 1988. 36 с. — *Красная* книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с. — *Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 173 с. — *Нечаев А. П. Hordeum jubatum* L. в пределах нижнего Приамурья // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 542—543. — *Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 453 с. — *Определитель* растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 490 с. — *Определитель* растений юга Красноярского края. Новосибирск: Наука, 1979. 669 с. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. 554 с.; 1959. Т. 2. С. 555—918. — *Попов М. Г., Бусик В. В.* Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л.: Наука, 1966. 216 с. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. — *Сергиевская Л. П.*

Флора Забайкалья. Т. 4. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1972. 70 с. — *Флора* Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. Т. 1. 199 с.; 1990. Т. 2. 361 с.; 1987. Т. 4. 246 с. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. 302 с.; 1934. Т. 2. 778 с.; 1936. Т. 6. 956 с.; 1945. Т. 11. 432 с.; 1948. Т. 13. 588 с.; 1949. Т. 14. 790 с.; 1958. Т. 23. 776 с.; 1957. Т. 24. 502 с.; 1961. Т. 26. 939 с.; 1963. Т. 28. 654 с. — *Флора* Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1. 536 с.; Т. 2. С. 541—1048. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Иркутский государственный университет Получено 14 X 1992

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9 (477.8) : 582.594.2

М. Н. Загульский

РАСПРОСТРАНЕНИЕ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (*ORCHIDACEAE*) В ЗАПАДНЫХ РЕГИОНАХ УКРАИНЫ

M. N. ZAGULSKY. THE DISTRIBUTION OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (*ORCHIDACEAE*) IN WESTERN REGIONS OF THE UKRAINE

На основании изучения материалов 15 отечественных и зарубежных гербариев, литературных источников и собственных исследований проведен анализ распространения *Cypripedium calceolus* в западных областях Украины. Приводится более 100 местонахождений этого охраняемого растения, что значительно изменяет установившееся в работах последних десятилетий мнение о количестве и распределении его популяций.

На протяжении 1982—1991 гг. мы изучали состояние ценопопуляций орхидных в западных регионах Украины (Волынская, Закарпатская, Ивано-Франковская, Львовская, Ровенская, Тернопольская и Черновицкая области). Особый интерес представляют сведения о виде *Cypripedium calceolus* L., который включен в «красные» книги и аналогичные издания для многих территорий (Червона ..., 1980; Белоусова, Денисова, 1983; Красная ..., 1984). В настоящей статье мы подводим некоторые итоги изучения распространения *C. calceolus*.

В работе использованы материалы гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург (LE); Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины, Киев (KW); Главного ботанического сада РАН, Москва (MWS); Центрального ботанического сада им. Н. Н. Гришко АН Украины, Киев (KWS); Природоведческого музея АН Украины, Львов (LWS); университетов: Львовского им. И. Я. Франко (LW), Московского им. М. В. Ломоносова (MW), Ужгородского, Черновицкого им. Ю. Федьковича (CHERN), Ягеллонского, Краков, Польша (KRA); краеведческих музеев: Луцкого (ЛКМ) и Ровенского (РКМ); Тернопольского педагогического института (ТПИ); Института ботаники им. В. Шафера Польской АН, Краков (KRAM), а также личного гербария J. Madalski, Вроцлав, Польша (Herbarium JM).

C. calceolus — палеобореальный континентальный вид, численность которого сокращается. Его ареал охватывает Скандинавию, Среднюю и Атлантическую Европу, Малую Азию, Монголию, Китай, Японию. На территории бывшего СССР вид произрастает в европейской части, на Урале, в южных районах Сибири и Дальнего Востока (Смольянинова, 1976; Денисова, Вахрамеева, 1978). Основные причины постепенного сокращения ареала *C. calceolus* — разрушение местообитаний, вырубка лесов, осушительная мелиорация, а также интенсивное уничтожение растений (сбор букетов, выкопка для пересадки) (Michalik, 1975; Kornaś, 1976; Редкие ..., 1981; Красная ..., 1987; Собко, 1989).

C. calceolus — первая орхидея, взятая под охрану в Европе еще в конце прошлого века. В настоящее время охраняется во всех странах (Денисова, Вахрамеева, 1980; Белоусова, Денисова, 1983).

На Украине *C. calceolus* считается одним из наиболее редких видов не только среди орхидных, но и во всей флоре (Чопик, 1978). Эта орхидея распространена преимущественно в западных областях, очень редко встречается в Крыму и других регионах (Чопик, 1978; Крюкова и др., 1980; Заверуха и др., 1983; Протопопова, 1987). В публикациях последних лет для Украины в целом приводится всего до 30 местонахождений *C. calceolus* (Червона ..., 1980; Чопик, 1988), для западных областей — от 8 (Протопопова, 1987) до 20 (Чопик, 1988) мест обитания. На основании обобщения гербарных сведений, литературных источников и собственных полевых исследований нам удалось значительно дополнить эту информацию.

В связи с тем что бóльшая часть ценопопуляций *C. calceolus* находится вне природоохранных территорий и подвержена значительному антропогенному влиянию, считаем целесообразным привести список известных местонахождений. Это поможет ботаникам вести поиски орхидеи в районах, где ее раньше находили, а также будет способствовать прекращению гербарных сборов в местообитаниях, в которых произрастание *C. calceolus* в настоящее время подтверждено. Публикация перечня местонахождений поможет местным ботаникам и природоохранным органам в организации охраны этого вида (Скворцов, 1988). Гербарные сборы до 1950 г. обозначены цифрой *1*, от 1951 до 1980 г. — *2*, а после 1980 г. — *3*.

Волынская обл. Г. Луцк, урочище Жуляна, *1* (ЛКМ). Владимир-Волынский р-н: с. Верба (Пачоский, 1900; Протопопова, 1965, 1987). Киверцовский р-н, пгт Цумань (Vandas, 1886; Протопопова, 1987), урочище Зверинец, *1* (ЛКМ). Луцкий р-н: с. Воротнев, заказник «Воротнев» (Романюк, 1987). Любешовский р-н: Бугацкая дача (Природно-заповідний ..., 1986; Романюк, 1987); Любешовское лесничество, 29-й кв. (Терлецький і ін., 1985). Любомльский р-н: пгт Шацк, *2* (LWS); Любомльское лесничество, 14-й кв. (Терлецький і ін., 1985).

Закарпатская обл. Раховский р-н: пгт Кобылецкая Поляна (Бордзіловський, 1950; Протопопова, 1965, 1987).

Ивано-Франковская обл. Галичский р-н: пгт Бурштин, гора Кассовая, *3* (LW); с. Бовшев, урочище Копироги (Wierdak, 1916). Калушский р-н: с. Новицы, берег р. Ломницы, *2* (LWS); с. Старый Угринов, склоны берегов р. Бережницы, *2* (LWS). Коломыйский р-н: окр. г. Коломыя (Чопик, 1978, 1988); с. Верхнее, заказник «Княж-Двор», *1* (KW; Szafer, 1914; Wróblewski, 1914, 1917; Охорона ..., 1980); урочище Обувик, *1* (LWS); Печенежинское лесничество, 65-й кв., *2* (CHERN, KW). Надворнянский р-н: с. Ланчина, *3* (LWS); Надворнянское лесничество, 2-й кв., урочище Потоки (Буняк, 1985). Тысменицкий р-н: с. Волчинец (Łomnicki, 1870; Borowiczka, 1882; Werchratski, 1893); с. Ганнусовка (Łomnicki, 1870); с. Стрыганцы (Błocki, 1883).

Львовская обл. Г. Львов, урочище Голоско, *1* (LW, LWS, KRAM; Tomaschek, 1862; Knapp, 1872; Trusz, 1884; Zapałowicz, 1906; Motyka, 1947); между урочищем Знесенье и с. Кривчицы (Tomaschek, 1862); урочище Песчаная гора (Tomaschek, 1862); гора Хомец (Raciborski, 1911); урочище Чертова скала (Trusz, 1884); пгт Брюховичи (Zawadzki, 1835; Knapp, 1872); г. Винники, урочище Донброва, *1* (Herbarium JM, KW; Motyka, 1947; Чопик, 1978); возле г. Львова (Kociuba, 1898). Бродовский р-н: с. Пеняки, *2* (LWS); с. Пониковица, урочище Суходольский лес, *2* (KWS); с. Суховоля, гора Макитра, *2* (LWS). Бусский р-н: пгт Олеско, гора Белая, *3* (LW). Городокский р-н: с. Ливчицы (Paczoski, 1913). Жидачовский р-н: с. Брынцы-Загорные (Gustawicz, 1880). Жовквивский р-н: между пгт Брюховичи и с. Грибовичи, скалы (Szafer, 1913); с. Глинское (Król, 1877); с. Малые Грибовичи, *1* (Raciborski, 1911); с. Старая Скварява (Kociuba, 1898). Золочевский р-н: с. Белый Камень, гора Жулицкая, *1*, *2*, *3* (LW, ТПИ), гора Святая, *1*, *2*, *3* (LW, ТПИ); с. Гологоры, *1* (Herbarium JM); с. Жуличи, *2* (ТПИ); с. Зарваница, *3* (LW); с. Колтов, *1* (Herbarium JM); с. Лука, *1* (Herbarium JM); с. Мытулин, *2* (LW, KW); с. Пидлысся, гора Белая, *2*, *3* (KWS, LW, LWS), урочище Белое (Загульський, 1990); с. Руда Колтовская, гора Голодова, *1* (Herbarium JM, LW); с. Сасов, *1* (Herbarium JM); с. Стенка, *2* (LWS); с. Трудовач, *1* (LW; Motyka, 1936, 1939); с. Туркотын, гора Туркотынская (Бухало, 1962); с. Червоное, *2*, *3* (LW; Kulczynski, Motyka, 1936; Motyka, 1947). Перемышлянский р-н: с. Перетоки, урочище Ромош, *3* (LW; Вавриш, Собко, 1985; Протопопова, 1987); с. Скоморохи (Wróblewski, 1917). Яворовский р-н: между пгт Ивано-Франково и с. Жорниска (Raciborski, 1911); пгт Ивано-Франково, *1*, *2* (LWS), урочище Черный Камень, *1*, *2* (Herbarium JM, LW); пгт Краковець (Besser, 1809); с. Ставки, *1* (Herbarium JM, LWS).

Ровенская обл. Г. Ровно (Пачоский, 1900). Дубновский р-н: с. Белогородка, *2* (LW). Ровенский р-н: с. Заря, *3* (РКМ); Сусское лесничество, 9—11-й кв., Сусский заказник (Природно-заповідний ..., 1986). Сарненский р-н: пос. Страшево (Червона ..., 1980; Протопопова, 1987); с. Вырка, гора Турецкая, *3* (РКМ); с. Тынное (Пачоский, 1900). Червоноармейский р-н: с. Крупец, урочище Баранье, *3* (РКМ; Перспективная ..., 1987).

Тернопольская обл. Бережанский р-н: г. Бережаны, *2* (LW). Борщевский р-н: с. Волковцы, урочище Турильче (LW; Червона ..., 1980; Протопопова, 1987); с. Гермаковка (Lentz, 1868; Zapałowicz,

1906; Бордзiловський, 1950); с. Глинка (Lentz, 1868); с. Нивра, *1* (KRAM; Sleńdzinski, 1877; Lentz, 1881; Zapałowicz, 1906); с. Моравинец (Lentz, 1868). Бучачский р-н: г. Бучач, *1* (KRAM, LWS); урочище Зафедорем, *1* (KRAM; Trusz, 1884; Błocki, 1885); с. Язловец (Trusz, 1884). Гусятинский р-н: Гримайловское лесничество, Краснянская дача, 58-й кв. (Зелiнка, Стойко, 1983). Залещицкий р-н: г. Залещики, урочище Обижева (Gajewski, 1931; Природа ..., 1979). Кременецкий р-н: с. Желобы, гора Страховая (Macko, 1937; Motyka, 1947; Чопик, 1978, 1988). Монастырисский р-н: г. Скалат (Szafer, 1914). Теребовлянский р-н: с. Струсов, *1* (LWS).

Черновицкая обл. Г. Черновцы (Herbich, 1859), урочище Цецино (Herbich, 1859). Глыбокский р-н: с. Валя Кузьмина, *2* (CHERN; Чопик, 1978, 1988; Червона ..., 1980). Кицманский р-н: с. Белая (Herbich, 1859; Procopianu-Procopowici, 1890); с. Стрелецкий Кут (Данищук, 1966). Сторожинецкий р-н: Велико-Кучерявское лесничество, *2* (CHERN); с. Каменка, Верхне-Петровецкое лесничество, 20-й кв., *2* (CHERN). Хотинский р-н: с. Грозинцы, Коленковское лесничество, 2-й кв., *2* (CHERN).

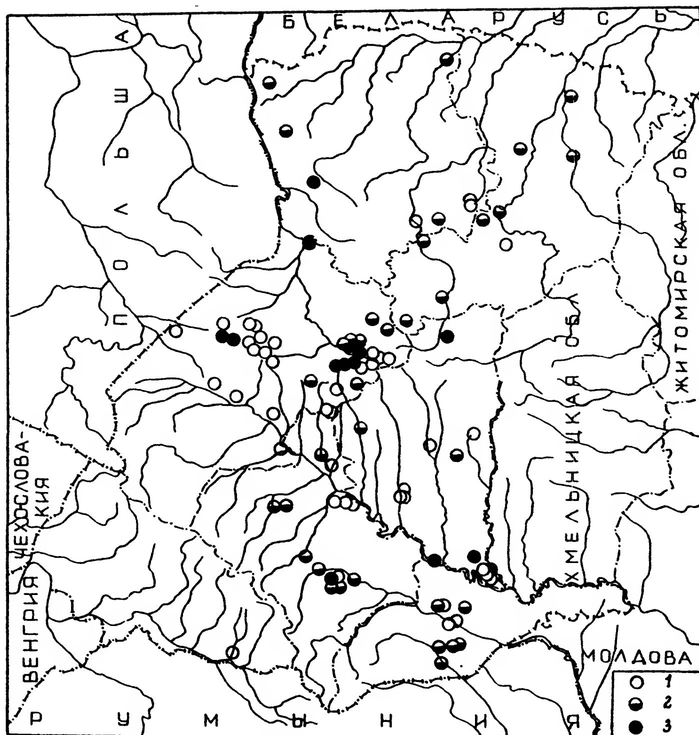
Таким образом, в западных областях Украины известно более 100 местонахождений *C. calceolus*. Это почти в 2 раза больше, чем приводилось ранее для территорий Белоруссии и Литвы (Парфенов и др., 1987). Еще существует не менее 10 местопроизрастаний вида, которые известны по устным сообщениям. Недостаточная флористическая изученность региона (особенно Волынской и Ровенской областей) и продолжающаяся антропогенная трансформация фитоценозов вызывают необходимость активного изучения состояния ценопопуляций *C. calceolus* и дальнейших поисков мест их произрастаний.

Около половины местонахождений *C. calceolus* обнаружено во Львовской обл. (см. таблицу), в Ивано-Франковской — 15, Тернопольской — 14, Волынской — 10, Черновицкой — 9, Ровенской — 8, Закарпатской — 1. Очень неравномерно распределены местопроизрастания орхидеи по природно-географическим областям (Геренчук i iн., 1964). Так, значительная концентрация местонахождений характерна для Ополья и Росточья, Северной Подолии (см. рисунок). Однако на Росточье в последние десятилетия подтверждены лишь 2. Произрастание *C. calceolus* в Закарпатье после 1950 г. также не подтверждается (Комендар, Домарецька, 1990).

Число известных местонахождений *Cypripedium calceolus* в западных областях Украины

Административные области	Число местонахождений		
	известных до 1950 г.	известных после 1950 г.	новых сведений после 1950 г. нет
Волынская	4	8	2
Закарпатская	1	0	1
Ивано-Франковская	9	9	6
Львовская	32	16	28
Ровенская	2	6	2
Тернопольская	12	4	10
Черновицкая	4	6	3
Всего	64	49	52

К сожалению, проверить современное состояние всех открытых мест произрастания Венериного башмачка нам не удалось. Поэтому определить общее количество исчезнувших ценопопуляций этого вида трудно. Этот показатель, по нашему мнению, составляет около 20—25%, что приблизительно пропорционально числу уничтоженных популяций *C. calceolus* в Чехии и Словакии (25%) (Prochazka, 1980). В этих странах, по территории близких к западным регионам Украины, известно до 500 ценопопуляций орхидеи. Почти такое же количество популяций исчезло и в Нижней Польше, где было зарегистрировано до 50 местонахождений *C. calceolus*, половина из которых в настоящее время требует подтверждения



Распространение *Cypripedium calceolus* в западных регионах Украины.

1 — местонахождения, известные до 1950 г., требующие подтверждения; *2* — местонахождения, обнаруженные после 1950 г. и известные в настоящее время; *3* — существующие местонахождения, известные до и после 1950 г.

(Zukowski, 1976). В районе наших исследований необходимо подтвердить существование не менее 30 популяций вида. После 1950 г. открыто 37 новых мест произрастания *C. calceolus*.

Можно утверждать, что в западных регионах Украины *C. calceolus* не является очень редким видом флоры. Говорить об общей тенденции его вымирания рано. Однако в связи с усилением антропогенного влияния на места произрастания необходимо организовать повсеместную охрану этого вида.

Автор выражает благодарность профессору J. Madalski (Вроцлав, Польша) за любезное разрешение воспользоваться материалами его личного гербария.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белоусова Л. С., Денисова Л. В. Редкие растения мира. М.: Лесная пром-ть, 1983. 334 с. — *Бордзіловський Є. І.* Родина 30. Зозулинцеві — *Orchidaceae* Juss. // Флора УРСР. Т. 3. Київ: Вид-во АН УРСР, 1950. С. 312—401. — *Буняк В. И.* Новые местонахождения редких и исчезающих орхидных // Биолого-экологические особенности интродуцированных растений. Киев: Наукова думка, 1985. С. 3—5. — *Бухало М. О.* Широколистяні ліси формації Carpineta в Гологорах на Західному Поділлі // Вісн. Львівськ. ун-ту. Сер. біол. 1962. Вип. 1. С. 30—44. — *Вавриш П. О., Собко В. Г.* Рідкісна популяція *Cypripedium calceolus* L. на Волинській височині // Укр. бот. журн. 1984. Т. 41. № 2. С. 86—88. — *Геренчук К. І., Койнов М. М., Цись П. Й.* Природно-географічний поділ Львівського та Подільського економічних районів. Львів: Вид-во Львівськ. ун-ту, 1964. 221 с. — *Данищук И. А.* Из опыта культивирования орхидей местной флоры в Черновицком ботаническом саду // Тез. докл. 22 науч. конф. Черновицк. ун-та. Черновцы, 1966. С. 172—175. — *Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г.* Род Башмачок (Венерин башмачок) — *Cypripedium calceolus* L. // Биологическая

флора Московской обл. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 62—70. — *Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г.* Об охране орхидей // Охрана и культивирование орхидей. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Таллин, 1980. С. 21—23. — *Заверуха Б. В., Андриенко Т. Л., Протопопова В. В.* Охраняемые растения Украины. Киев: Наукова думка, 1983. 175 с. — *Загульський М. М.* Місцезростання орхідних у Вороняках (Волино-Поділля, УРСР) // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. № 3. С. 75—79. — *Зелінка С. В., Стойко С. М.* Про необхідність організації регіонального Товтрового природного парку на Поділлі // Укр. бот. журн. 1983. Т. 40. № 1. С. 87—93. — *Комендар В. І., Домарецька Л. Д.* Охорона видів родини *Orchidaceae* Juss. у Карпатах // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. № 1. С. 84—90. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесная пром-ть, 1987. 480 с. — *Крюкова И. В., Лукс Ю. А., Привалова Л. А.* Заповедные растения Крыма. Справочник. Симферополь: Таврия, 1980. 96 с. — *Охорона* природи Українських Карпат та прилеглих територій. Київ: Наукова думка, 1980. — *Парфенов В. И., Лякявичус А. А., Козловская Н. В.* и др. Редкие и исчезающие растения Белоруссии и Литвы. Минск: Наука и техника, 1987. 363 с. — *Пачоский И. К.* Флора Полесья и прилегающих местностей // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. природы. СПб., 1900. Т. 30. С. 1—130. — *Перспективная* сеть заповедных объектов Украины. Киев: Наукова думка, 1987. 292 с. — *Природа* Тернопільської области. Львів: Вид-во Львівськ. ун-ту, 1979. 167 с. — *Природно-заповідний* фонд Української РСР. Київ: Наукова думка, 1986. 224 с. — *Протопопова В. В.* Родина 36. Орхідні — *Orchidaceae* Juss. // Визначник рослин України. Київ: Урожай, 1965. С. 177—186. — *Протопопова В. В.* Семейство 179. Ятрышниковые, Орхидные (Зозулинцеві) — *Orchidaceae* Juss. // Определитель высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. С. 405—412. — *Романюк Й. Я.* Природно-заповідний фонд Волинської області. Луцьк, 1987. 65 с. — *Скворцов А. К.* Красная книга СССР и охрана редких видов растений // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 282—288. — *Смольянинова Л. А.* Семейство 176. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 10—59. — *Собко В. Г.* Орхідеї України. Київ: Наукова думка, 1989. 192 с. — *Терлецький В. К., Охримович В. М., Кудрик В. В.* Поширення деяких видів рідкісних рослин на західному Поліссі // Укр. бот. журн. 1985. Т. 42. № 2. С. 24—27. — *Червона* книга Української РСР. Київ: Наукова думка, 1980. 504 с. — *Чопик В. И.* Редкие и исчезающие растения Украины. Справочник. Киев: Наукова думка, 1978. 216 с. — *Чопик В. И.* Растения // Редкие и исчезающие растения и животные Украины. Справочник. Киев: Наукова думка, 1988. С. 20—114. — *Besser W.* Primitie florae Galiciae austriacae utriusqve. Wienne, 1809. Pars 1. 399 S. — *Błocki B.* Correspondens // Oester. Bot. Zeitschr. 1883. Bd 33. S. 272—273. — *Błocki B.* Correspondens // Oester. Bot. Zeitschr. 1885. Bd 35. S. 36. — *Borowiczka K.* Flora miasta Stanislawowa i jego okolici // Spraw. Dyrek. wyzszej szkoly realnej w Stanislawowie za rok szkolny 1881. Stanislaw, 1882. S. 3—45. — *Gajewski W.* Szatki flory pierwotnej w jarze Dniestru // Och. przyr. 1931. T. 11. S. 10—40. — *Gustawicz B.* Zapiski floristyczne z powiatu bobreckiego // Spraw. Kom. Fyzyogr. 1880. T. 14. S. 13—61. — *Herbich F.* Flora der Bukovina. Leipzig, 1859. 460 S. — *Knapp J.-A.* Die bischer un bekannten Pflanzen Galizien und der Bukowina. Wien, 1872. XXXI + 520 S. — *Kociuba M.* Emeryk Turczyński. Jego życiorys i dzialnosc naukowa oras spiz roślin zawartych w jego zielniku Galicii i Bukowiny. Stanislawow, 1898. 80 s. — *Kornaś* J. Wymieranie flory europejskiej — facty, interpretacje, prognosy // Phytocenosis. 1976. T. 6. N 3/4. S. 173—185. — *Król Ż.* Sprawozdanie z wiciecki w okolice Janowa pod Lwowem na obzacze od źródeł Wereszycy az po jej bieg dolny w najblizczuch okolicach Grodka odbutej w roku 1875 // Spraw. Kom. Fyzyogr. 1877. T. 11. S. 3—33. — *Kulczynski S., Motyka j.* Zespole leśne i stepowe okolicy Łysej Góry kolo Złoczowa // Kosmos. Ser. A. 1936. T. 61. S. 187—217. — *Lentz H.* Wykaz roślin jawnopłociowych z okolic Niwry w powiecie Borscowskim // Spraw. Kom. Fyzyogr. 1868. T. 11. S. 51—67. — *Lentz H.* Wykaw roślin jawnopłociowych z okolic Niwry w powiecie Borszcowskim // Spraw. Kom. Fyzyogr. 1881. T. 15. S. 206—219. — *Łomnicki M.* Zapiski z wyciecki podolskiej odbytej w roku 1869 miedzy Seretem, Zbruczem a Dniestrem // Spraw. Kom. Fyzyogr. 1870. T. 4. S. 41—85. — *Macko S.* Roślinność proektowanych reserwatów na Wolyniu // Och. Przyr. 1937. T. 17. S. 111—185. — *Michalik S.* Storczyki — gynaca grupa roślin // Wiad. bot. 1975. T. 19. Zes. 4. S. 231—241. — *Motyka J.* Notatki florystyczne z okolice Łysej Góry kolo Złoczowa // Kosmos. Ser. A. 1936. Zes. I. T. 61. S. 219—224. — *Motyka J.* O utworzenie rezerwatów na pograniczu Wolynia i Podola // Och. Przyr. 1939. T. 17. S. 186—218. — *Motyka J.* Rosmieszczenie i ekologia roślin naczyniowych na północnej krawedzi zachodniego Podola // Ann. UMCS. Ser. C. Suppl. 3. 1947. S. 1—400. — *Paczoski J.* Wicieczka botaniczna na Podole // Kosmos. Ser. A. 1913. T. 38. S. 1184—1220. — *Procopianu-Procopowici A.* Beitrag zur Kenntniss.der Orchidaceen der Bukowina // Verh. koris.-konig. zool.-botan. Gesellsch. Wien, 1890. Bd 40. S. 185—196. — *Raciborski M.* Rośliny Polskie (N 401—800) // Kosmos. Ser. A. 1911. T. 36. S. 995—1048. — *Prochazka F.* Nase orchideje. Pardubice: Vychodoceske tiskarny,

1980. 296 s. — *Sleńdzinski A.* Rośliny z okolicy Podola pomiedzy dolnym Zbruczem, Dniestrem a dolnym Seretem // Spraw. Kom. Fyzyogr. 1877. T. 11. S. 155—197. — *Szafer W.* Geobotaniczne stosunki Miodoborow Galicyjskich // Rozpr. Wydz. Matem.-Przyrod. Akad. Umiejet. 1910. Dzial B. Ser. 3. T. 30. S. 63—172. — *Szafer W.* Cisy w Kniazdworze pod Kolomyja jako ochrony godny zabytek przyrody lesnej // Sylwan. 1913. T. 31. S. 447—452. — *Szafer W.* Osobliwosci i zabytki flory okolic Lwowa // Rozpr. i Wiad. z Muzeum im. Dzieduszyckych. 1914. T. 1. S. 102—109. — *Tomaschek A.* Vierter Beitrag zur Flora der Umgebung von Lemberg // Verh. koris.-könig. zool.-botan. Gesellsch. Wien, 1862. Bd 12. S. 869—966. — *Trusz S.* Przyczynek do flory Galicyi a wzglednie Buczacza i okolic // Kosmos. Ser. A. 1884. T. 9. S. 13—22. — *Vandas K.* Ein Beitrag zur Kenntnis der Flora Wolhynien // Öster. Bot. Zeitschr. 1885. Bd 34. S. 155—157, 192—195. — *Werchratski J.* Motyle wieksze Stanislawowa i okolicy // Kosmos. Ser. A. 1893. T. 28. S. 167—267. — *Wierdak S.* Roślinność Bołszowiec (Przyczynek do znajomości flory Opola) // Kosmos. Ser. A. 1916. T. 50. S. 13—31. — *Wróblewski A.* Wiadomość o Sisyrinchium pocuckiem // Kosmos. Ser. A. 1914. T. 39. S. 26—32. — *Wróblewski A.* Kilka rzadszych roślin Pokucia i Wołinia Galicyjskiego // Spraw. Kom. Fyzyogr. 1917. T. 51. S. 89—99. — *Zapałowicz H.* Krytyczny przeglad roślinności Galicyi. T. 1. Krakow, 1906. 296 s. — *Zawadski A.* Enumeracio plantarum Galicie et Bucovinae oder die in Galizien und der Bukowina wildwachsenden Pflanzen. Breslau, 1835. 200 S. — *Zukowski W.* Zanikanie storczykow w Polsce nizowej w świetle analizy obecznego rozmieszenia wybranych gatunkow // Phytocenosis. 1976. T. 5. N 3/4. S. 115—225.

Львовский государственный
университет им. И. Я. Франко
Украина

Получено 2 IV 1992

УДК 581.526.42 : 502.75 (235.47)

П. В. Крестов

РЕДКИЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА В ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНОМ ПОЯСЕ БАССЕЙНА РЕКИ БОЛЬШАЯ УССУРКА (СРЕДНИЙ СИХОТЭ-АЛИНЬ)

P. V. KRESTOV. RARE PLANT COMMUNITIES IN THE BROAD-LEAVED-CONIFEROUS BELT OF THE BOLSHAYA USSURKA RIVER BASIN (MIDDLE SYKHOTE-ALIN MOUNTAINS)

Приведена характеристика редких растительных сообществ, отмеченных в широколиственно-хвойном поясе бассейна р. Большая Уссурка. К разным категориям редкости отнесены комплекс сообществ долинных широколиственных и кедрово-широколиственных лесов, кедровник с желтой березой тисовый папоротниковый, кедровник с ясенем и елью корейской кониограммовый и лиственничник сфагново-бруснично-багульниковый. Отмечено распространение подобных сообществ в других районах. Обоснована целесообразность их сохранения и присвоения им статуса эталонных участков и памятников природы.

Интенсивное хозяйственное освоение лесов широколиственно-хвойного пояса, являющихся одним из основных компонентов растительного покрова Сихотэ-Алиня, привело либо к полному их сведению на обширных территориях, либо к уменьшению фитоценотического разнообразия растительного покрова (Петропавловский и др., 1985). Последнее одними исследованиями связывается с обеднением фитогенофонда (Anonymous, 1975; Голубев, 1982, 1983; Riggs, 1990), другими — с глобальными процессами в атмосфере и с изменением окружающей среды (Ricklefs, 1987; Millar et al., 1990; Peters, 1990). Сохранение естественного разнообразия является одним из важнейших факторов стабильности растительного покрова и всех его составляющих. В условиях антропогенного пресса одним из критериев при выборе стратегии использования растительного покрова данной территории становится наличие редких растительных сообществ.

В настоящее время интенсивно разрабатываются как само понятие «редкое растительное сообщество», так и категоризация и классификация этих сообществ (Васильева и др., 1983; Стойко и др., 1983). Насущной практической задачей явля-

ется инвентаризация редких сообществ при исследованиях регионального и локального уровней. Накопленный фактический материал должен быть обобщен в сводке редких растительных сообществ для организации их охраны на Дальнем Востоке.

Из предложенных ранее разными авторами (Крылов, 1982; Голубев, 1982, 1983; Стойко, 1982, 1983; Воронцова и др., 1988; и др.) критериев редкости сообществ в качестве основных были взяты: а) наличие в сообществах структурных элементов (ярусов, синузий) из редких и реликтовых видов; б) редкие сочетания структурных элементов в сообществах; в) сокращение ареала ранее распространенного сообщества; г) редкие и уникальные экотопы, обусловливающие некоторые флористические или эколого-структурные особенности сообществ; д) выраженная азональность сообществ. Для систематизации материала были использованы предложения по классификации редких растительных сообществ А. Г. Крылова (1982).

В данной статье приведена характеристика редких растительных сообществ, отмеченных при геоботаническом обследовании широколиственно-хвойного пояса в бассейне р. Большая Уссурка (Иман), где находится один из крупнейших и наименее нарушенных массивов широколиственно-кедровых лесов — типичных представителей естественной растительности северной части умеренной климатической зоны.[1]

Долинные широколиственные и кедрово-широколиственные леса в средней части бассейна р. Большая Уссурка, главным образом между устьями рек Дальней (Татибе) и Арму, отнесены к категории уникальных невоспроизводимых. Этот массив площадью до 400 км^2, ранее описанный Н. Г. Васильевым (1964, 1977, 1979), представляет собой многопородные леса I и II классов бонитета, эдификаторный ярус которых включает в себя до 10 видов деревьев (см. таблицу). Приурочены они к высоким поймам и надпойменным террасам выработавшейся

Серии и ассоциации долинных лесов р. Большая Уссурка

Серии	Массовые виды синузий подчиненных ярусов	Ассоциации	Формула эдификаторного яруса, сомкнутость
1. Чубушниково-широкотравная	*Thalictrum filamentosum, Osmorhiza aristata, Philadelphus tenuifolius*	Кедровник с березой, ясенем и елью чубушниково-широкотравный	5К2Бж2Я1Ек + Еа, 0.4
		Ясеневник с пихтой чубушниково-широкотравный	6Я3Пх1Бж + Ор + К, 0.5
2. Разнокустарниковая	*Eleutherococcus senticosus, Philadelphus tenuifolius, Ribes mandshuricum, Euonymus pauciflora, Lonicera chrysantha*	Кедровник с ильмом разнокустарниковый	6К4Ия + Я + Бж, 0.5
		Ясеневник с пихтой разнокустарниковый	7Я2Пх1Бб + Бж + Т, 0.6
3. Рябинниковая	*Sorbaria sorbifolia, Equisetum hyemale*	Кедровник и ильмом и ясенем рябинниковый	3К7Ия + Я, 0.7
		Тополевник с ильмом и ясенем рябинниковый	5Т3Ия2Я + Пх + Ор, 0.7

[1] Фрагментарные остатки естественной растительности северной части умеренной климатической зоны в настоящее время, помимо Восточной Азии, существуют лишь в Карпатах в Европе (Попов, 1949; Шеляг-Сосонко и др., 1982) и в Аппалачах в Северной Америке (Shelford, 1963).

Серии	Массовые виды синузий подчиненных ярусов	Ассоциации	Формула эдификаторного яруса, сомкнутость
4. Крупнопапоротниковая	*Dryopteris buschiana, Athyrium rubripes, Cornopteris crenulatoserrulata, Coniogramme intermedia*	Кедровник с березой, ильмом и елью крупнопапоротниковый	4К3Еа2Ия1Бж + Ил + + Я + Ор + Ла + Бх + + Бб, 0.6
		Ильмовник с ясенем крупнотравно-крупнопапоротниковый	5Ия3Я2Ор + Бх + Бж, 0.5
5. Осмундовостраусниковая	*Matteuccia struthiopteris, Osmundastrum asiaticum, Carex sordida*	Ильмовник с ясенем, елью и кедром осмундовостраусниковый	6Ия2Я1Ек1К + Ор, 0.5
		Ильмовник с ясенем страусниковый	6Ия3Я1Т, 0.8
6. Хвощевостраусниковая	*Matteuccia struthiopteris, Equisetum hyemale*	Ильмовник с ясенем хвощево-страусниковый	7Ия3Я, 0.6
		Ильмовник с ясенем и кедром хвощево-страусниковый	7Ия2Я1К, 0.7
7. Крупнопапоротниковогигрофильноосоковая	*Carex dispalata, C. sordida, C. egena, Matteuccia struthiopteris, Copnopteris crenulatoserrulata*	Ильмовник с ясенем, кедром и елью крупнопапоротниково-гигрофильноосоковый	4Ия2Еа2Я1К1Ек + Ор + + Бб, 0.5
		Ильмовник с ясенем и тополем гигрофильноосоковый	7Ия2Я1Т + Ек + Бж + + Ор + Бх + Пх, 0.7
8. Вейниковогигрофильноосоковая	*Carex dispalata, C. sordida, Calamagrostis langsdorffii*	Ясеневник с тополем и ильмом вейниковогигрофильноосоковый	6Я2Ия2Т1Ор, 0.5
9. Крупнотравновейниковая	*Calamagrostis langsdorffii, Cacalia hastata, Urtica angustifolia, Filipendula palmata*	Чозенник крупнотравновейниковый	10Ч, 0.8

Примечание. Бб — береза белая *Betula mandshurica*; Бж — береза желтая *B. costata*; Бх — бархат амурский *Phellodendron amurense*; Еа — ель аянская *Picea ajanensis*; Ек — ель корейская *P. koraiensis*; Ия — ильм японский *Ulmus japonica*; Ил — ильм лопастной *U. laciniata*; К — кедр корейский *Pinus koraiensis*; Ла — липа амурская *Tilia amurensis*; Ор — орех маньчжурский *Juglans mandshurica*; Пх — пихта белокорая *Abies nephrolepis*; Т — тополь Максимовича *Populus maximowiczii*; Ч — чозения *Chosenia arbutifolia*; Я — ясень маньчжурский *Fraxinus mandshurica*.

части долины с устойчивым руслом, что дает возможность лесам проходить полный цикл развития с момента заселения аллювиального субстрата. Фитоценотическое разнообразие составляют 16 ассоциаций, отражающих различные возрастные состояния долинных лесов. Ассоциации по признаку сходства доминантов синузий подчиненных ярусов отнесены к 9 экологически различным сериям,[2] характеристика которых приведена в таблице (см. также: Крестов, 1993). Леса богаты во флористическом отношении: отмечено 184 вида сосудистых растений, принадлежащих к различным эколого-ценотическим группам (рис. 1), часты

[2] При выделении серий ассоциаций применялись методические разработки Крылова (1990), основанные на принципах синтаксономии С. Я. Соколова (1962). Растения объединялись в экобиоморфологические группы на основе системы экобиоморф Крылова (1984).

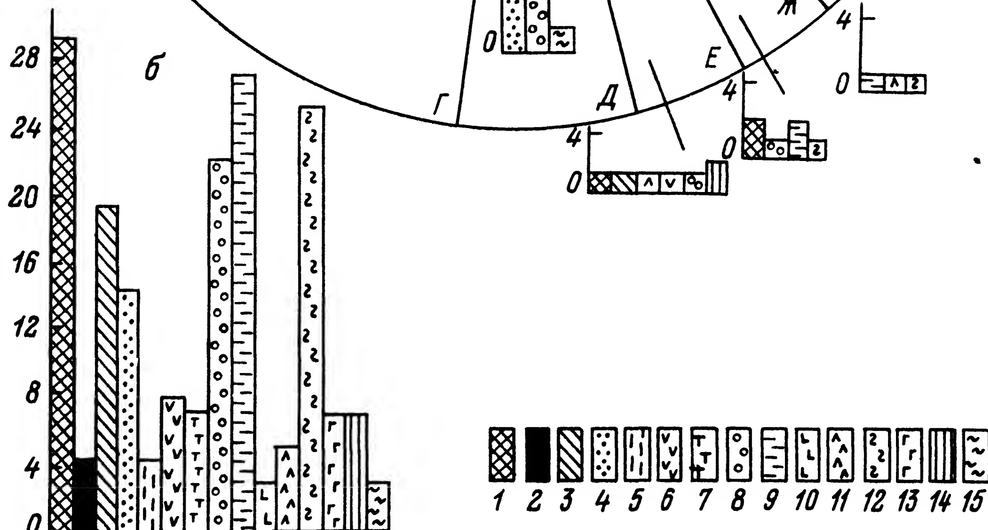
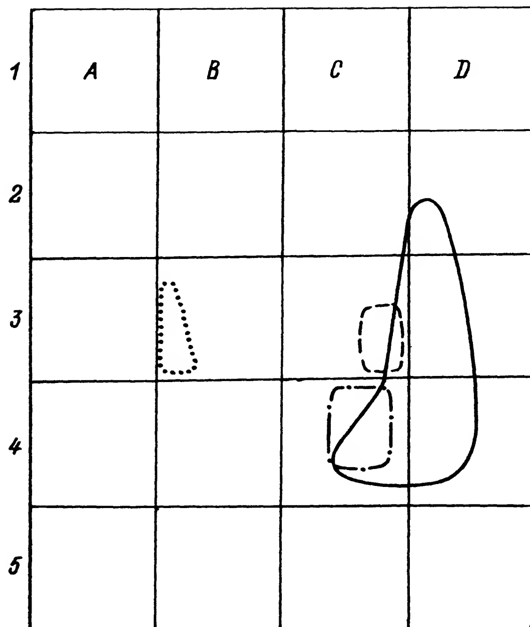


Рис. 1. Эколого-ценотические показатели видового состава долинных широколиственных лесов.

а — основные типы ценоэлементов со спектрами экобиоморфологических групп видов; *б* — общий спектр экобиоморфологических групп видов. По осям ординат — число видов. Типы ценоэлементов: *А* — неморальный (40.5%); *Б* — уремный (19.7); *В* — таежный (12.6); *Г* — бореально-лесной (12.6); *Д* — луговой (6); *Е* — зарослевый (3.8); *Ж* — дубравный (3.3); *З* — прочие типы (1.5%). Экобиоморфологические группы: *1* — деревья лиственные; *2* — деревья хвойные; *3* — кустарники и лианы; *4* — длиннокорневищные злаки; *5* — крупнотравье; *6* — крупные папоротники; *7* — папоротники средних размеров; *8* — разнотравье; *9* — широкотравье; *10* — длиннокорневищные мезофильные лесные осоки; *11* — рыхлодерновинные осочки; *12* — мелкотравье; *13* — гигромезофильные и гигрофильные осоки; *14* — травянистые лианы, *15* — эфемеры и эфемероиды.

Рис. 2. Экологические ареалы.

1 — долинные леса; *2* — кедровник с желтой березой тисовый папоротниковый; *3* — кедровник с ясенем и елью корейской кониограммовый; *4* — лиственничник сфагново-бруснично-багульниковый. По оси абсцисс — трофотопы: *A* — олиготрофный, *B* — мезоолиготрофный, *C* — мезотрофный, *D* — мегатрофный; по оси ординат — гигротопы: *1* — ксерофильный, *2* — мезоксерофильный, *3* — мезофильный, *4* — гигрофильный, *5* — гидрофильный (см. Крылов, 1990).



сочетания синузий ценотически контрастных видов (например, соседствующих синузий дубравного вида *Chloranthus japonicus*[3] и таежных видов *Chamaepericlymenum canadense* и *Trientalis europaea*).

Экологический ареал лесов долины р. Большая Уссурка охватывает местообитания со среднетрофными и богатыми почвами с диапазоном увлажнения от свежих до сырых (рис. 2).[4]

Уникальность лесов обусловлена специфическим действием геоморфологических, гидрологических и климатических факторов, которое проявляется в таких характеристиках экотопа, как выработанность долины в среднем течении реки, ее большие размеры (до 5 км шириной), веерообразная форма бассейна, предельно высокие для материковой части Дальнего Востока отметки влажности (Васильев, 1979). В связи с хорошей прогреваемостью широкой долины и более высокой суммой вегетационных температур по сравнению с таковой в окрестностях (Агроклиматические ..., 1973), с одной стороны, и распространением температурных инверсий, с другой стороны, местные климатические условия весьма неоднородны, что является причиной большого фитоценотического и флористического разнообразия долинных лесов р. Большая Уссурка. Лесохозяйственная категория «запретные полосы рек» и умеренное использование лесов в качестве охотничье-промысловой базы во многом способствовали сохранению их коренного облика.

Сведения о распространении широколиственных долинных лесов на Дальнем Востоке и в зарубежной Восточной Азии, приведенные Ма Цзы (1955), Э. М. Мурзаевым (1955), А. В. Ненарокомовым (1957) и Н. Г. Васильевым (1977, 1979), позволяют считать, что ранее эти леса были широко распространены на юге Дальнего Востока России и в Северо-Восточном Китае в пределах северной полосы умеренной климатической зоны, но в настоящее время практически полностью сведены рубками и замещены либо сельскохозяйственными угодьями, либо низкопродуктивными производными лесами. В коренном виде, помимо описываемых, сохранились фитоценотически и флористически более бедные леса в бассейнах рек Бикин и Хор. Таким образом, в бассейне р. Большая Уссурка находится один из крупнейших массивов коренных долинных широколиственных лесов, общая площадь которого достигает 400 км^2.

---

[3] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

[4] Экологические ареалы определялись путем ординации сообществ в эдафической сетке (Погребняк, 1963) согласно методическим разработкам Крылова (1990) (см. также: Крестов, 1993).

Данный массив целесообразно сохранить как эталон[5] долинных широколиственных лесов.

Кедровник с желтой березой тисовый папоротниковый отнесен к категории трудновоспроизводимых сообществ редких флороценогенетических комплексов. Тис остроконечный *Taxus cuspidata* — редкое растение, занесенное в «Красную книгу СССР» (1984), «Красную книгу РСФСР» (1988) и в сводку редких растений Дальнего Востока (Харкевич, Качура, 1981), реликт третичного времени (Куренцова, 1968), формирует сомкнутый 3-й ярус древостоя. Состав эдификаторного яруса 6К4Бж + Ла + Д + Еа + Бб,[6] сомкнутость 0.7, общая плотность поперечных сечений стволов 28 м^2/га. 2-й ярус разреженный, состоит из клена мелколистного *Acer mono*, 3-й ярус — из тиса с незначительными примесями вишни Максимовича *Cerasus maximowiczii* и рябины амурской *Sorbus amurensis* (сомкнутость 0.7, высота 12 м). Подрост всех представленных пород обилен и жизнеспособен, тисовый подрост составляет до 500 шт./га. Подлесок изреженный, сложен из *Corylus mandshurica* sp gr, *Euonymus pauciflora* sol, *Philadelphus tenuifolius* sol, *Actinidia kolomikta* sol. Травостой с проективным покрытием 20% представлен папоротниками: *Dryopteris buschiana* sol, *D. coreano-montana*, *Gymnocarpium robertianum* sol, *Phegopteris connectilis* sol, *Osmundastrum asiaticum* sol, *Athyrium spinulosum* sol; широкотравьем: *Thalictrum filamentosum* cop_1, *Anemonoides umbrosa* sol, *Convallaria keiskei* sol, *Phryma leptostachia* sol, *Actaea acuminata* sol, *Platanthera extremiorientalis* sol; длиннокорневищными осоками: *Carex campylorhina* sp, *C. siderosticta* sol; мелкотравьем: *Maianthenum dilatatum* sp, *M. bifolium* sp, *Galium davuricum* sol, *G. paradoxum* sol, *Viola selkirkii* sol, *Oxalis acetosella* sol, *Mitella nuda* sol, *Viola sacchalinensis* sol.

Описаны 2 участка подобных сообществ на северо-западном склоне правого водораздельного хребта ключа Ковальского (правобережье р. Большая Уссурка). Кроме того, на левобережье, напротив устья ключа Николаева, отмечен перестойный осинник, где тис предельного возраста хотя и не образует синузии, обнаруживает скопление в 3-м ярусе (до 4 единиц в формуле 3-го яруса) и имеет обильный (до 2000 шт./га) подрост, достигающий высоты 0.7 м. Экологический ареал отмеченных сообществ довольно узкий и охватывает местообитания с умеренно увлажненными мегамезотрофными почвами (рис. 2), отнесенными к разновидности бурых горно-лесных среднемощных легкосуглинистых грубоскелетных на делювиальных отложениях (Н. А. Рыбачук, устное сообщение).

Сообщества, где тис образует структурные элементы, упомянуты А. В. Абросимовым и Н. Г. Васильевым (1982) для заповедников: «Кедровая падь» — 3 участка, «Уссурийский» — 2, «Лазовский» — 5, «Сихотэ-Алинский» — 4 участка. Сообщества с тисом в бассейне р. Большая Уссурка дополняют этот список и должны быть сохранены. Целесообразно присвоение им статуса памятников природы.

Кедровник с ясенем и елью корейской кониограммовый отнесен также к категории трудновоспроизводимых сообществ редких флороценогенетических комплексов. Его травяной ярус практически полностью сформирован папоротником *Coniogramme intermedia* — редким растением (Харкевич, Качура, 1981), реликтом

---

[5] Понятие «эталон» принимается нами в трактовке Г. Ф. Бромлея с соавт. (1973 : 29): участок «с типичными или уникальными для данной зоны, подзоны, района или формации ландшафтами или его отдельными элементами», размеры которого обеспечивают репрезентативность по отношению к соответствующим территориальным подразделениям. Представляется, однако, целесообразным при необходимости выделения эталонного участка в освоенных человеком районах не запрещать совсем хозяйственного использования территории, а ограничить его в пределах традиционного.

[6] Здесь и далее: Бб — береза белая *Betula mandshurica*; Бж — береза желтая *B. costata*; Бх — бархат амурский *Phellodendron amurense*; Д — дуб монгольский *Quercus mongolica*; Еа — ель аянская *Picea ajanensis*; Ек — ель корейская *P. koraiensis*; К — кедр корейский *Pinus koraiensis*; Ла — липа амурская *Tilia amurensis*; Ор — орех маньчжурский *Juglans mandshurica*; Пх — пихта белокорая *Abies nephrolepis*; Я — ясень маньчжурский *Fraxinus mandshurica*.

третичного времени (Дылис, Виппер, 1953). Древостой 2-ярусный, сомкнутость невысокая (0.3—0.4). Формула эдификаторного яруса 4К3Я2Ек1Бж + Бх + Ор + + Пх, общая площадь поперечного сечения стволов 16.5 $м^2$/га. Имеется единичный благонадежный подрост ясеня, кедра и пихты. Подлесок сомкнутостью 0.2—0.3 представлен *Eleutherococcus senticosus* cop_1, *Philadelphus tenuifolius* sp, *Lonicera chrysantha* sol, *Ribes mandshuricum* sol и *Euonymus pauciflora* sol. Основу травостоя составляет *Coniogramme intermedia* cop_3—soc. Небольшим числом особей представлены папоротники: *Cornopteris crenulatoserrulata* sp, *Athyrium rubripes* sp, *Dryopteris buschiana* sol, *Osmundastrum asiaticum* sp gr; крупнотравье: *Filipendula palmata* sol, *Cacalia hastata* sol, *Veratrum oxycepalum* sol, *Urtica angustifolia* sol; гигромезофильные и мезофильные мегатрофные длиннокорневищные осоки: *Carex campylorhina* sol, *C. siderosticta* sp, *C. arnellii* sol, *C. pallida* sol, *C. sordida* sp; широкотравье: *Arisaema amurensis* sol, *Osmorhiza aristata* sol, *Sanicula rubriflora* sol, *Aruncus asiaticus* sol; мелкотравье: *Galium davuricum* sol, *Adoxa moschatellina* sol.

Сообщество встречено единожды на нижней части западного склона водораздельного хребта ключа Николаева (правобережье р. Большая Уссурка). Занимает шлейфовую часть склона на площади 1.5 га. Почвы мегамезотрофные сыроватые (рис. 2) бурые лесные среднемощные среднескелетные среднесуглинистые на делювиальных отложениях.

Сообщества подобного типа ранее были указаны для верхней части бассейна р. Хор Г. Э. Куренцовой (1965), Ю. И. Манько и В. А. Розенбергом (устные сообщения). В верховьях р. Дурмин (Хорский бассейн) Н. В. Дылис и П. Б. Виппер (1953) описали и выделили в тип кониограммово-ясменниковый широколиственно-желтоберезовый лес, сходный с приведенным нами по экологии, но отличающийся от него гораздо меньшим участием кониограммы в сложении травостоя.

Лиственничник сфагново-бруснично-багульниковый отнесен к категории редких для западного макросклона Сихотэ-Алиня. Сообщество единожды встречено на террасовидном уступе осыпного происхождения западного склона водораздельного хребта ключа Николаева. Оно имеет резкие контуры и граничит с ельником зеленомошно-папоротниковым в узкой долине ключа, с дубняком кедровым осочковым на прилегающем склоне и находится в непосредственной близости от долинных широколиственных лесов. В древостое (сомкнутость 0.5) господствует даурская лиственница, присутствуют ее жизнеспособный подрост, подавленный подрост кедра и желтой березы. Куртинный подлесок образует *Rhododendron sichotense* cop_1 gr, реже встречаются *Rubus komarovii* sol. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Ledum hypoleucum* cop_3 gr и *Vaccinium vitis-idaea* cop_2. Небольшим числом особей представлено таежное мелкотравье: *Trientalis europaea* sol, *Chamaepericlymenum canadense* sol и *Galium kamtshaticum* sol. Хорошо развит ярус мхов с господством *Sphagnum girgensohnii* cop_3, изредка прерываемый пятнами *Cladonia alpestre* cop_1. В просветах бруснично-багульникового покрова отмечены синузии *Bergenia pacifica* и *Sedum selskianum*.

Узкий мезоолиготрофный мезофильный ареал данного сообщества (рис. 2) обусловлен такими характеристиками экотопа, как продолжительный период влияния низких температур в весеннее время (температурные инверсии), субстрат, представляющий собой нагромождение камней с фрагментарными, не имеющими совершенного профиля почвами, и нестабильность увлажнения, приводящая к чередованию периодов переувлажнения и пересыхания.

Подобные изолированные сообщества широко распространены на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня (Шеметова, 1975) и типичны для растительности таежной зоны (Зубов, Соловьев, 1969). Их распространение на западном макросклоне носит явно экстразональный характер.

Охарактеризованные в статье сообщества являются наиболее уязвимыми элементами растительного покрова пояса широколиственно-хвойных лесов бассейна

р. Большая Уссурка. Требуется включение их в систему охраняемых объектов, разрабатываемую ныне для Приморского края (Долговременная ..., 1990). В настоящее время они находятся в пределах водоохранной и нерестозащитной полос в малонаселенной местности, что способствует их сохранению. Потенциальным угрожающим фактором, способным привести к их безвозвратной утрате, является проектирование и возможное строительство Дальнереченского гидроэнергетического комплекса. При осуществлении проекта подлежат уничтожению: редкий и невоспроизводимый комплекс сообществ долинных широколиственных и кедрово-широколиственных лесов — один из крупнейших сохранившихся в северной полосе умеренной климатической зоны; редкое трудновоспроизводимое сообщество — кедровник с ясенем и елью корейской кониограммовый; редкое для данного района сообщество — лиственничник сфагново-бруснично-багульниковый. В зоне наибольшего влияния водохранилища окажется редкое трудновоспроизводимое сообщество — кедровник с желтой березой тисовый папоротниковый.

Факт наличия редких растительных сообществ в экологически и фитоценотически разнообразных лесах широколиственно-хвойного пояса представляется неоспоримым доводом в пользу сохранения одного из малонарушенных участков коренной растительности северной полосы умеренной климатической зоны.

Я признателен С. В. Осипову, А. Г. Крылову, В. А. Розенбергу и Ю. И. Манько за обсуждение статьи в целом либо отдельных ее вопросов, Н. А. Рыбачук за помощь в определении почв и Н. А. Михалевой за техническую помощь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абросимов А. В., Васильев Н. Г. Редкие сообщества тиса остроконечного на Дальнем Востоке // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. Матер. I Всесоюз. конф. по охране редких растительных сообществ. М., 1982. С. 49—50. — *Агроклиматические* ресурсы Приморского края, Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 148 с. — *Бромлей Г. Ф., Розенберг В. А., Ефремов Д. Ф.* О выделении на Дальнем Востоке участков-эталонов таежной природы и создании заповедников // Эталонные участки таежной природы. Матер. IV расширенного заседания Науч. совета СО АН СССР по комплексному освоению таежных территорий. Иркутск, 1973. С. 28—39. — *Васильев Н. Г.* Краткий очерк лесной растительности бассейна реки Имана // Комаровские чтения. Владивосток, 1964. Вып. 12. С. 3—25. — *Васильев Н. Г.* Долинные широколиственные леса Сихотэ-Алиня. М.: Наука, 1977. 116 с. — *Васильев Н. Г.* Ясеневые и ильмовые леса советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1979. 320 с. — *Васильева В. Д., Воронцова Л. И., Ломакина Г. А., Кулиев А. Н.* Охрана редких растительных сообществ как одна из задач охраны растительного мира // Тез. докл. VII Делегатск. съезда ВБО. Л.: Наука, 1983. С. 292. — *Воронцова Л. И., Васильева В. Д., Кулиев А. Н., Ломакина Г. А.* Задачи классификации редких растительных сообществ в связи с их охраной // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 5. С. 733—740. — *Голубев В. Н.* К обоснованию принципов редкости растительных сообществ // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. Матер. I Всесоюз. конф. по охране редких растительных сообществ. М., 1982. С. 10—12. — *Голубев В. Н.* Редкие растительные сообщества и их охрана // Бюл. Гл. бот. сада. 1983. Вып. 127. С. 65—70. — *Долговременная* программа охраны природы и рационального использования природных ресурсов Приморского края до 2005 г. (Экологическая программа). Введение и система охраняемых природных территорий. Владивосток, 1990. 76 с. — *Дылис Н. В., Виппер П. Б.* Леса западного склона среднего Сихотэ-Алиня. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 336 с. — *Зубов Ю. П., Соловьев К. П.* Лиственничные леса // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная пром-ть, 1969. С. 145—160. — *Красная* книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с. — *Красная* книга СССР. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесная пром-ть, 1984. 480 с. — *Крестов П. В.* Эколого-фитоценотическая характеристика лесов широколиственно-хвойного пояса среднего течения реки Большая Уссурка (Приморский край) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 116—122. — *Крылов А. Г.* Критерии редких растительных сообществ // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. Матер. I Всесоюз. конф. по охране редких растительных сообществ. М., 1982. С. 12—14. — *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с. — *Крылов А. Г.* Эколого-фитоценотиче-

ская схема лесных ассоциаций елово-широколиственной полосы южного Сихотэ-Алиня // Динамика и структура растительности Приморского края. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1990. № 569. С. 157—169. — *Куренцова Г. Э.* Растительный покров приуссурийской части бассейна среднего Амура. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1965. 72 с. — *Куренцова Г. Э.* Реликтовые растения Приморья. Л.: Наука, 1968. 72 с. — *Ма Цзы.* Леса Китая // Леса и почвы Китая. М.: ИЛ, 1955. С. 15—93. — *Мурзаев Э. М.* Северо-Восточный Китай. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 252 с. — *Ненарокомов А. В.* Лесное хозяйство Китая. М.: Гослесбумиздат, 1957. 136 с. — *Петропавловский Б. С., Чавтур Н. А., Дочевая Н. В.* Антропогенное изменение лесного покрова Приморского края // Динамика растительности юга Дальнего Востока. Сб. науч. тр. Владивосток, 1985. С. 44—51. — *Погребняк П. С.* Общее лесоводство. М.: Изд-во с.-хоз. лит., журналов и плакатов, 1963. 399 с. — *Попов М. Г.* Очерк растительности и флоры Карпат. М.: Изд-во МОИП, 1949. 304 с. — *Соколов С. Я.* Таксономия лесных ассоциаций // Проблемы ботаники. Т. 4. Вопр. ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 110—123. — *Стойко С. М.* Категоризация редких, уникальных и типичных фитоценозов и их интегральная созологическая оценка // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. Матер. I Всесоюз. конф. по охране редких растительных сообществ. М., 1982. С. 5—7. — *Стойко С. М.* Экологические основы охраны редких, уникальных и типичных фитоценозов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1574—1582. — *Стойко С. М., Барсегян А. М., Белявичене Ю. Ю.* и др. Категории нуждающихся в охране растительных сообществ и критерии их отбора // Тез. докл. VII Делегатск. съезда ВБО. Л.: Наука, 1983. С. 305. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 324 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Осычнюк В. В., Андриенко Т. А.* География растительного покрова Украины. Киев: Наукова думка, 1982. 288 с. — *Шеметова Н. С.* Флора и растительность Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Флора и растительность прибрежных районов юга Дальнего Востока. Тр. Биолого-почв. ин-та. Владивосток, 1975. С. 5—85. — *Anonymous.* The methodology of conservation of forest genetic resourses. Report on pilot study // Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, 1975. 127 p. — *Millar C. L., Ledig F. T., Riggs L. A.* Conservation of diversity in forest ecosystems // Forest Ecol. Manag. 1990. Vol. 35. N 1, 2. P. 1—4. — *Peters R. L.* Effects of global warming on forests // Forest Ecol. Manag. 1990. Vol. 35. N 1, 2. P. 13—33. — *Ricklefs R. E.* Community diversity: relative roles of local and regional processes // Science. 1987. Vol. 235. N 4785. P. 167—171. — *Riggs L. A.* Conserving genetic resources on-site in forest ecosystems // Forest Ecol. Manag. 1990. Vol. 35. N 1, 2. P. 45—68. — *Shelford V. E.* The ecology of North America. Urbana: Univ. Illinois Press, 1963. 610 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 1 X 1992

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.1(470)

ДАВИД ИОСИФОВИЧ САПОЖНИКОВ (12 VI 1911—23 XI 1983)

T. G. MASLOVA, I. A. POPOVA. DAVID IOSIFOVICH SAPOZHNIKOV (12 VI 1911—23 XI 1983)



23 ноября 1993 г. исполняется 10 лет со дня кончины Давида Иосифовича Сапожникова — доктора биологических наук, профессора. Вся его научная жизнь была посвящена изучению фотосинтетических пигментов и связана с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР.

В начале научной деятельности Д. И. посчастливилось работать рядом с такими крупными фотосинтетиками, как В. Н. Любименко, В. А. Чесноков, В. А. Бриллиант.

В 1932 г. Д.И. закончил биологический факультет Ленинградского университета по специальности «физиология растений». Учился в аспирантуре Биологического института ЛГУ у Б. В. Перфильева и В. А. Чеснокова, занимаясь изучением некоторых физиолого-биохимических процессов у сернопурпурных бактерий. Завершением этих исследований стала кандидатская диссертация «Фоторедукция угольной кислоты как окислительно-восстановительный процесс», которую он защитил в 1936 г.

Тот факт, что уже первые исследования были связаны с древнейшими организмами, обладающими особым типом обмена веществ, пробудил в Д. И. сохранившийся на всю жизнь интерес к проблемам эволюции. Первая его работа по эволюции фотосинтеза вышла в 1939 г. в журнале «Советская ботаника», где излагались представления об основных этапах смены типов метаболизма микроорганизмов, приведшие к возникновению фотосинтеза. Эволюции фотосинтеза была посвящена и его докторская диссертация «Физико-химические основы фототрофного типа питания», над которой он начал работать еще до войны. Защита состоялась в 1955 г.

Великая Отечественная война надолго прервала научную работу Д. И. В июле 1941 г. он ушел в Народное ополчение Ленинградского фронта, а затем до 1947 г. был в рядах Советской Армии. За участие в Великой Отечественной войне Д. И. был награжден многими орденами и медалями.

Главным научным интересом Д. И. было исследование фотосинтетических пигментов, чему он посвятил более 40 лет работы в Ботаническом институте. Одной из важных проблем, над которыми работал Д. И., был вопрос о состоянии

пигментов в хлоропластах. Идейно это было продолжением работ В. Н. Любименко об особом (в комплексе с белком) состоянии хлорофилла в пластидах. Эти исследования давали Д. И. возможность подойти к изучению механизма работы хлорофилла в его нативном состоянии в процессе фотосинтеза. Мечтой Д. И. было создание пигментно-белковых комплексов, по свойствам максимально приближенных к естественным, для осуществления «искусственного» фотосинтеза.

Работы по изучению состояния пигментов, выполненные много лет назад, явились одной из отправных точек для современных представлений об организации пигментов в пластидах. К этому же циклу примыкают исследования Д. И. по выделению чистых пигментов. Глубокие знания Д.И. в области пигментов позволили ему сотрудничать с широко известной и технически хорошо оснащенной лабораторией А. Н. Теренина в Государственном оптическом институте по первичным процессам поглощения света пигментами при фотосинтезе. Работы Д. И. по получению препаратов чистых пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) и в настоящее время вызывают очень большой интерес. В различных областях — медицине, фармакологии, парфюмерии и в пищевой промышленности — начинают широко использоваться чистые пластидные пигменты. Отдельные исследования Д. И. нашли непосредственное практическое применение. Так, например, разработанный им в 1948 г. простой и доступный метод получения β-каротина из ботвы моркови был сразу использован в Институте жиров для окраски маргарина.

Самая главная проблема, интересовавшая Д. И. на протяжении всей жизни, — роль каротиноидов в процессе фотосинтеза. Еще в 1936 г. он исследовал превращение каротина в ксантофилл у сернопурпурных бактерий. В дальнейшем (в 1956 г.) были поставлены опыты по кратковременному действию света на содержание каротиноидов в листьях некоторых высших растений. При этом обнаружились обратимые, противоположно направленные, сбалансированные изменения в содержании двух ксантофиллов — лютеина (зеаксантина) и виолаксантина. На основании этих данных был сделан вывод об их взаимопревращениях. Это открытие впоследствии было названо «виолаксантиновым циклом Сапожникова». Д. И. с присущей ему научной интуицией высказал предположение об универсальности этого цикла, о его связи с фотосинтезом и о наличии в листьях ферментных систем, регулирующих эти взаимопревращения. Это полностью подтвердилось в дальнейшем как в наших, так и в зарубежных исследованиях. Взаимопревращения этих двух каротиноидов оказались широко распространенными в растительном мире среди высших растений и водорослей. Более того, по данным В. Н. Карнаухова, механизм превращения ксантофиллов, аналогичный найденному в растительных организмах, может иметь место и в клетках животных и обеспечивать транспорт кислорода через мембраны. Позднее с развитием методик были внесены уточнения в реакции превращения ксантофиллов, однако само фундаментальное открытие, сделанное Д. И. Сапожниковым, подтвердилось.

В многочисленных работах Д. И. и его сотрудников была показана связь этих превращений с процессом фотосинтеза, а именно с его кислородным звеном. Главные этапы этой сложной и трудоемкой работы были выполнены совместно с физиками Физико-технического института (Ленинград) и химиками Института геохимии и аналитической химии (Москва). Работа была задумана и успешно проведена благодаря широкому научному кругозору Д. И., который всегда был хорошо осведомлен о последних достижениях смежных наук.

В последующие годы работы Д. И. углубляет и всесторонне изучает свойства и особенности виолаксантинового цикла. Это открыло пути для экологических исследований, которые оказались очень плодотворными. Они явились продолжением классических исследований В. Н. Любименко по светолюбию и теневыносливости растений, в характеристике которых стали учитывать не только хлорофиллы, но и желтые пигменты. Было показано, что светолюбивые и теневыносливые растения характеризуются разной световой и температурной

зависимостью реакций превращения ксантофиллов, что является еще одной важной экологической характеристикой растений, помимо показателя содержания и соотношения хлорофиллов. Эти работы были важной составной частью эколого-физиологических исследований, проводившихся в лаборатории фотосинтеза Ботанического института под руководством О. В. Заленского. На протяжении всей жизни Д. И. уделял большое внимание методическим разработкам. Любой этап работы всегда начинался с поисков и экспериментальной разработки методик, соответствующих целям исследования. Результатом этой стороны его деятельности явился коллективный труд — книга «Пигменты пластид и методы их исследования», опубликованная еще в 1964 г. и сохраняющая до настоящего времени высокую научную ценность. Особенно большую роль сыграли разработанные в свое время Д. И. с сотрудниками специальные модификации методик бумажной и тонкослойной хроматографии.

Одна из последних работ Д. И. с сотрудниками была посвящена разработке методики фиксации и длительного хранения растительного материала. Она открыла большие возможности для широких экологических исследований пигментов — как хлорофиллов, так и ксантофиллов.

Изучение каротиноидов Д. И. Сапожниковым обеспечило этим работам признание и авторитет не только в нашей стране, но и за рубежом. Там сформировались две школы — немецкая и американская. В основу их исследований была положена открытая в 1957 г. Д. И. Сапожниковым с сотрудниками способность ксантофиллов к светоиндуцированным взаимопревращениям. Ученые этих школ полностью подтвердили этот факт и, признавая приоритет Д. И., значительно дополнили знания о свойствах ксантофиллового цикла. В последние годы наибольшее развитие получили исследования роли каротиноидов в защите от фотодинамических разрушений фотосинтетического аппарата и клетки в целом. О возможности такой функции желтых пигментов неоднократно говорил Д. И.

Высочайший профессионализм, большая эрудиция, прекрасное знание иностранных языков и общительность позволяли Д. И. участвовать в дискуссиях по различным научным вопросам на многих всесоюзных и международных форумах. В 1967 г. он был приглашен в ГДР с докладом на Европейский симпозиум «Пигменты пластид и их роль в фотосинтезе», в 1968 г. был участником Международного конгресса по фотосинтезу в ФРГ, в 1972 г. им была прочитана пленарная лекция на III Международном симпозиуме по каротиноидам в Румынии.

Д. И. был не только ярким ученым, но и крупным педагогом, постоянно стремившимся передавать свои знания окружающим. Курсы лекций по пигментам пластид он многие годы читал в университетах Ленинграда и Душанбе. В 1968 г. им был прочитан цикл лекций по происхождению фотосинтеза в Берлинском университете. В течение многих лет Д. И. был членом Общества «Знание», где выступал с лекциями о происхождении жизни на Земле. Под его руководством закончили аспирантуру и защитили кандидатские диссертации 20 человек, 3 из них стали впоследствии докторами наук. За большую педагогическую работу ему было присвоено звание профессора.

Благодаря тому что была создана большая школа по изучению пигментов («Школа Сапожникова»), работы Д. И. уже после его смерти получили дальнейшее развитие. Это нашло отражение в докладах Всесоюзного совещания, организованного Всесоюзным ботаническим обществом в июне 1991 г., которое было посвящено 80-летию со дня рождения Давида Иосифовича Сапожникова. Совещание было весьма представительным: на нем присутствовали ученики Д. И. из 10 городов страны — от Кировска Мурманской обл. до Душанбе. В настоящее время большое развитие получили направления, начатые Д. И. много лет назад. В Институте биофизики и физиологии растений (г. Душанбе) под руководством талантливого ученика Д. И. Юрия Ефимовича Гиллера успешно развиваются

исследования, связанные с состоянием, организацией пигментов и их искусственных комплексов. В лаборатории фотосинтеза Ботанического института продолжаются и углубляются экологические исследования пигментов. Они включают в себя изучение как виолаксантинового цикла у C_3- и C_4-растений (О. Я. Королева), так и содержания пигментов и их организации в фотосинтетическом аппарате у широкого круга дикорастущих растений различных ботанико-географических зон (Т. Г. Маслова, И. А. Попова, Г. А. Корнюшенко, О. Ф. Попова), в том числе у растений высокогорий (Памир), тундр (Хибины, п-ов Таймыр, о-в Врангеля), пустынь (Каракумы и Гоби). Это направление исследований, получившее развитие в основном в нашей стране, до сих пор остается уникальным.

Мы — сотрудники Д. И. — благодарны за предоставленную судьбой возможность работать много лет в дружном научном коллективе под его руководством.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Д. И. САПОЖНИКОВА

1936. Влияние pH на развитие сернопурпурных бактерий // Биохимия. Т. 1. Вып. 1. С. 63—74. (Совместно с В. А. Чесноковым).

Развитие сернопурпурных бактерий на органических кислотах // Биохимия. Т. 1. Вып. 2. С. 157—164. (Совместно с В. А. Чесноковым).

1937. Влияние окислительно-восстановительных свойств среды на квантовый выход у сернопурпурных бактерий // Биохимия. Т. 3. Вып. 2. С. 181—197.

Образование перекиси водорода действием иода на воду // ЖОХ. Т. 7. Вып. 24. С. 2879—2883.

О замене серы селеном в фоторедукции угольной кислоты сернопурпурными бактериями // Микробиология. Т. 6. Вып. 5. С. 643—644.

О симбиозе между серной бактерией *Thiothrix nivea* и личинкой мухи Eristalis // Там же. С. 645—646.

Превращение каротина в ксантофилл при фоторедукции угольной кислоты // Биохимия. Т. 2. Вып. 5. С. 730—733.

1938. О катализе у сернопурпурных бактерий // Микробиология. Т. 7. Вып. 3. С. 374—375.

1939. Зависимость зеленения растений от окислительно-восстановительного потенциала // Сов. ботаника. № 5. С. 99—101. (Совместно с Н. Н. Гортиковой).

К вопросу о синтетическом действии инвертазы в лабораторных условиях в безводной среде // ЖОХ. Т. 9. Вып. 23. С. 2126—2128.

Эволюция фотосинтеза // Сов. ботаника. № 6-7. С. 100—112.

1940. Влияние окислительно-восстановительного потенциала на зеленение // Сов. ботаника. № 5-6. С. 338—339. (Совместно с Н. Н. Гортиковой).

Механизм фотосинтеза // Там же. С. 93—112.

Новый взгляд на сущность дыхания // Природа. № 8. С. 71—74.

О механизме фотосинтеза // Природа. № 3. С. 36—40.

1941. Новый метод определения концентрации хлорофилла // Сов. ботаника. № 3. С. 102—105.

Ферментный синтез крахмала // Природа. № 6. С. 70—71.

1948. Новый метод выделения и количественного определения ксантофилла // ДАН СССР. Т. 60. Вып. 8. С. 1361—1362.

Новый метод определения каротина // ДАН СССР. Т. 60. Вып. 6. С. 1013—1014.

О приоритете русских ученых // Природа. № 19. С. 73—74.

Получение искусственного фитохромопротеида // ДАН СССР. Т. 62. Вып. 5. С. 665—667.

Фоторедукция азотнокислого серебра натуральным хлорофиллом Любименко (фитохромопротеид пластиды) // ДАН СССР. Т. 61. Вып. 3. С. 561—564.

1950. К вопросу о роли каротиноидов в фотосинтезе // ДАН СССР. Т. 72. Вып. 2. С. 413—415. (Совместно с Ю. Б. Лопаткиным).

1951. К вопросу о механизме фотосинтеза в свете его эволюции // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. Экспериментальная ботаника. Вып. 8. С. 106—139.

Световое питание растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 66 с.

Эволюция фотосинтеза у низших организмов (к вопросу о происхождении автотрофности) // Микробиология. Т. 20. Вып. 5. С. 438—451.

1953. К вопросу о показателе соотношения световых и темновых реакций фотосинтеза // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. Экспериментальная ботаника. Вып. 9. С. 118—122. (Совместно с Ю. Б. Лопаткиным и Н. С. Чехониной).

Новые наблюдения над хлорофиллом // Там же. С. 123—131.

Полузаводская проверка получения каротина из листьев зеленых растений // Там же. С. 280—291. (Совместно с Л. А. Грауэрманом и Н. Е. Косяковым).

1954. Варвара Александровна Бриллиант-Лерман // Бот. журн. Т. 39. № 6. С. 940—943. (Совместно с Е. Я. Ермолаевой).

1955. Применение метода бумажной хроматографии для анализа пигментов пластид зеленого листа // Биохимия. Т. 20. Вып. 3. С. 286—291. (Совместно с И. А. Бронштейн и Т. А. Красовской).

Физико-химические основы эволюции фототрофного типа питания: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. 30 с.

1956. К вопросу о состоянии хлорофилла в листьях зеленых растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. Экспериментальная ботаника. Вып. 11. С. 97—115. (Совместно с Т. Г. Масловой).

Количественное определение основных каротиноидов зеленого листа с помощью бумажной хроматографии // Физиол. раст. Т. 3. Вып. 5. С. 487—489. (Совместно с И. А. Бронштейн-Поповой, Т. А. Красовской и А. Н. Маевской).

1957. Возникновение и эволюция фототрофного типа питания // Сб. докл. на Междунар. совещ. «Возникновение жизни на Земле». М.: Изд-во АН СССР. С. 380—385.

Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленых листьев при действии света // ДАН СССР. Т. 113. Вып. 2. С. 465—467. (Совместно с Т. А. Красовской и А. Н. Маевской).

1958. К характеристике световой реакции в изолированных хлоропластах // ДАН СССР. Т. 120. Вып. 5. С. 1141—1143. (Совместно с Н. В. Бажановой).

1959. Влияние анаэробиоза на изменение соотношения основных каротиноидов зеленого листа // Биохимия. Т. 24. Вып. 1. С. 39—411. (Совместно с А. Н. Маевской, Т. А. Красовской-Антроповой и др.).

Влияние эволюционного учения Ч. Дарвина на развитие исследований по некоторым разделам физиологии растений // Бот. журн. Т. 44. № 11. С. 1546—1552. (Совместно с И. Н. Коноваловым и З. М. Эйдельман).

Изменение соотношения основных каротиноидов зеленого листа под действием света // Проблемы фотосинтеза. М.: Изд-во АН СССР. С. 169—174. (Совместно с Т. А. Красовской и А. Н. Маевской).

Количественное определение хлорофиллов *а* и *б* при помощи бумажной хроматографии // Физиол. раст. Т. 6. Вып. 3. С. 376—379. (Совместно с А. Н. Маевской и И. А. Поповой).

Происхождение и эволюция фототрофности // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. Экспериментальная ботаника. Вып. 13. С. 20—45.

Торможение гидроксиламином световой реакции при превращении ксантофиллов // ДАН СССР. Т. 127. Вып. 5. С. 1128—1131. (Совместно с З. М. Эйдельман, Н. В. Бажановой и О. Ф. Поповой).

1960. Об извлекаемости хлорофилла из листьев смесью полярных и неполярных растворителей // Физиол. раст. Т. 7. Вып. 6. С. 660—664. (Совместно с С. А. Черноморским).

Об извлекаемости хлорофилла петролейным эфиром из листьев различных растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. Экспериментальная ботаника. Вып. 14. С. 89—99. (Совместно с Н. В. Бажановой и Т. Г. Масловой).

Сравнительное изучение действия фотосинтетических ядов на световую реакцию при превращении некоторых ксантофиллов // Физиол. раст. Т. 7. Вып. 2. С. 129—132. (Совместно с З. М. Эйдельман, Н. В. Бажановой и О. Ф. Поповой).

Труды Джагадиса Чандра Боза по фотосинтезу // Тр. Ин-та истории естествознания и техники АН СССР. Т. 32. С. 124—144.

1961. Включение O^{18} из тяжелокислородной воды в виолаксантин при действии света на растение // Бот. журн. Т. 46. № 5. С. 673—676. (Совместно с Д. Г. Алхазовым, З. М. Эйдельман и др.).

Об извлечении пигментов из одноклеточных зеленых водорослей // Бот. журн. Т. 46. № 10. С. 1543—1544. (Совместно с Н. В. Бажановой, Т. Г. Масловой и И. А. Поповой).

To the function of carotenoids in photosynthesis. Л.: БИН АН СССР. 4 с.

1962. К вопросу об участии каротиноидов в процессе фотосинтеза // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. Экспериментальная ботаника. Вып. 15. С. 43—52. (Совместно с З. М. Эйдельман, Н. В. Бажановой и др.).

О связи реакций фосфорилирования с превращением ксантофиллов при фотосинтезе // Там же. С. 224—233. (Совместно с З. М. Эйдельман, Н. В. Бажановой и др.).

О состоянии пигментов в листьях // Там же. С. 53—64. (Совместно с Т. Г. Масловой, Н. В. Бажановой и др.).

Превращение ксантофиллов в частично реконструированных системах // Бот. журн. Т. 47. № 11. С. 1656—1659. (Совместно с З. М. Эйдельман, Д. Толибековым и А. Ходжаевым).

Применение виолаксантина C^{14} для характеристики световой реакции превращения ксантофиллов // ДАН СССР. Т. 147. Вып. 6. С. 1487—1488. (Совместно с В. С. Сааковым).

1963. К характеристике темновой реакции взаимопревращения ксантофиллов // ДАН СССР. Т. 151. Вып. 5. С. 1219—1221. (Совместно с Н. В. Бажановой).

1964. Значение марганца для осуществления световой реакции превращения ксантофиллов // ДАН СССР. Т. 157. Вып. 6. С. 1480—1482. (Совместно с О. В. Сахаровой).

К характеристике световой реакции превращения ксантофиллов в условиях анаэробиоза // Бот. журн. Т. 49. № 10. С. 1463—1465. (Совместно с З. М. Эйдельман, Н. В. Бажановой и др.).

Некоторые особенности светового превращения ксантофиллов в изолированных хлоропластах // Бот. журн. Т. 49. № 6. С. 859—863. (Совместно с И. А. Поповой и Н. В. Бажановой).

Об участии ксантофиллов в переносе кислорода в процессе фотосинтеза // ДАН СССР. Т. 154. Вып. 4. С. 974—977. (Совместно с Д. Г. Алхазовым, З. М. Эйдельман и др.).

Пигменты пластид зеленых растений и методы их исследования. М.; Л.: Наука. 124 с. (Совместно с Н. В. Бажановой, Т. Г. Масловой и др.).

1965. Влияние соединений с различной величиной окислительно-восстановительного потенциала на темновую реакцию взаимопревращения ксантофиллов // ДАН ТаджССР. Т. 8. № 8. С. 34—37. (Совместно с И. И. Черняевой).

Исследование превращения ксантофиллов в отсутствие двуокиси углерода // Биохимия. Т. 30. Вып. 5. С. 1055—1058. (Совместно с Т. Г. Масловой и Н. В. Бажановой).

К вопросу о химизме взаимопревращения ксантофиллов // ДАН ТаджССР. Т. 8. № 2. С. 31—34. (Совместно с Л. Р. Колотовой).

Кинетика включения O^{18} из тяжелокислородной воды в молекулу вилаксантина // Биофизика. Т. 10. Вып. 2. С. 349—351. (Совместно с Т. Г. Масловой, Н. В. Бажановой и О. Ф. Поповой).

Об участии ксантофиллов в переносе кислорода при фотосинтезе // Биохимия и биофизика фотосинтеза. М.: Наука. С. 190—209.

Сравнение анаэробной и аэробной фиксации двуокиси углерода листьями традесканции при слабых интенсивностях света // ДАН ТаджССР. Т. 8. № 4. С. 41—44. (Совместно с Д. А. Закржевским).

1966. Получение искусственного фитохромопротеидного комплекса // Изв. АН Тадж ССР. Вып. 2. С. 48—50. (Совместно с Д. Толибековым и Ю. Е. Гиллером).

Световая реакция превращения ксантофиллов в гомогенате // ДАН ТаджССР. Т. 9. № 1. С. 44—46. (Совместно с Д. Толибековым и Л. Р. Колотовой).

Спектр действия дезэпоксидации виолаксантина // ДАН СССР. Т. 171. Вып. 3. С. 740—741. (Совместно с Л. Р. Колотовой и Ю. Е. Гиллером).

1967. Влияние обезвоживания на реакции превращения ксантофиллов // ДАН ТаджССР. Т. 10. № 9. С. 57—59. (Совместно с А. Г. Баталовой).

Действие сероводорода на изменение содержания лютеин-эпоксида // ДАН ТаджССР. Т. 10. № 8. С. 57—59. (Совместно с Л. Р. Колотовой).

Зависимость световой реакции превращения ксантофиллов в листьях герани от температурных условий // Тематич. сб. Ин-та физиологии и биофизики растений АН ТаджССР. № 7. С. 19—26. (Совместно с Н. В. Бажановой и В. С. Подинь).

Значение марганца для осуществления темновой реакции превращения ксантофиллов // Там же. С. 13—18. (Совместно с О. В. Сахаровой).

К вопросу о химизме выделения кислорода при фотосинтезе // ДАН ТаджССР. Т. 10. № 2. С. 40—43.

Обратимость действия анаэробиоза на фиксацию $C^{14}O_2$ листьями *Tradescantia fluminensis* Vell. // Бот. журн. Т. 52. № 9. С. 1330—1334. (Совместно с Д. А. Закржевским).

О кислородном обмене ксантофиллов в связи с их ролью в процессе фотосинтеза растений // ДАН СССР. Т. 175. Вып. 5. С. 1182—1185. (Совместно с В. М. Кутюриным, Т. Г. Масловой и др.).

Осуществление реакции дезэпоксидации виолаксантина с помощью водорастворимых пигментно-белковых комплексов // Тематич. сб. Ин-та физиологии и биофизики растений АН ТаджССР. № 7. С. 3—6. (Совместно с Г. В. Красичковой).

О химизме выделения кислорода при фотосинтезе // Механизм дыхания, фотосинтеза и фиксации азота. М.: Наука. С. 299—302.

Химическое строение каротиноидов и их превращения в растительной клетке // Усп. совр. биол. Т. 64. Вып. 2. С. 248—267.

Über die Rolle der Carotinoids im Photosyntheseprozess // Studia Biophysica. Berlin. Bd 5. S. 203—216.

1968. Действие некоторых метаболитов на реакцию эпоксидации ксантофиллов // ДАН СССР. Т. 180. Вып. 3. С. 742—745. (Совместно с С. А. Диловой и Л. В. Иванцовой).

Действие окиси дейтерия на реакции превращения ксантофиллов // Изв. АН ТаджССР. Вып. 1 (30). С. 107—109. (Совместно с А. Г. Баталовой).

О роли воды и состояния носителя в образовании различных спектральных форм хлорофилла в искусственном пигмент-белково-липидном комплексе // ДАН СССР. Т. 182. Вып. 5. С. 1230—1233. (Совместно с Ю. Е. Гиллером и Г. В. Красичковой).

Осуществление реакции дезэпоксидации виолаксантина в искусственном водорастворимом комплексе // ДАН ТаджССР. Т. 11. № 7. С. 59—60. (Совместно с Г. В. Красичковой).

Торможение диуроном реакций взаимопревращения ксантофиллов // Сб. работ аспирантов. Сер. естеств. наук. Ч. 2. Душанбе. С. 43—48. (Совместно с Т. Д. Неумывако и Л. В. Иванцовой).

1969. Изучение гетерогенности виолаксантина по фотохимической активности // Тез. докл. на II Всесоюз. биохимическом съезде. Ташкент. С. 74—75. [Совместно с Г. А. Левицкой (Корнюшенко)].

К вопросу о существовании двух типов реакции фотохимической дезэпоксидации виолаксантина в листьях зеленых растений // ДАН СССР. Т. 189. Вып. 5. С. 1135—1138. (Совместно с Л. В. Иванцовой, Т. Г. Масловой и др.).

Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: Изд-во ВИР. С. 181—192. (Совместно с Г. А. Корнюшенко).

О гетерогенности виолаксантина в листьях гороха // Физиол. раст. Т. 16. Вып. 6. С. 1038—1041. (Совместно с Г. А. Корнюшенко).

Transformations of xanthophylls in the chloroplasts // Progress in Photosynthesis Research. Tübingen. Vol. 2. P. 694—700.

1970. Спектральные свойства и состояние фотосинтетических пигментов в искусственном водорастворимом пигмент-белково-липидном комплексе // Биофизика. Т. 15. Вып. 1. С. 38—46. (Совместно с Ю. Е. Гиллером и Г. В. Красичковой).

1971. Зависимость реакции дезэпоксидации виолаксантина от парциального давления кислорода // Физиол. раст. Т. 18. Вып. 6. С. 1273—1275. (Совместно с О. Я. Королевой).

К вопросу о существовании светового порога реакции дезэпоксидации виолаксантина. Л.: БИН АН СССР. 4 с. (Совместно с И. А. Поповой и Е. Ф. Рыжовой).

Некоторые особенности реакций дезэпоксидации виолаксантина // ДАН СССР. Т. 201. Вып. 2. С. 494—496. (Совместно с И. А. Поповой и Е. Ф. Рыжовой).

Осуществление реакций дезэпоксидации виолаксантина в разных участках красного света // ДАН СССР. Т. 198. Вып. 6. С. 1465—1467. (Совместно с Т. Г. Масловой и О. Я. Королевой).

1972. О связи между изменением содержания ксантофиллов и выделением кислорода при фотосинтезе хлореллы // ДАН СССР. Т. 203. Вып. 4. С. 965—968. (Совместно с М. И. Зеленским, Т. Г. Масловой и др.).

1973. Действие салицилальдоксима на световую зависимость реакций виолаксантинового цикла // ДАН СССР. Т. 207. Вып. 6. С. 1290—1292. (Совместно с Е. Ф. Рыжовой).

О быстрой и медленной реакциях эпоксидации зеаксантина в виолаксантиновом цикле // ДАН СССР. Т. 208. Вып. 1. С. 251—253. (Совместно с О. Я. Королевой).

Investigation of the violaxanthin cycle // Pure and appl. chem. Vol. 35. N 1. P. 47—61.

1975. Особенности реакций виолаксантинового цикла, индуцированных ближним и дальним красным светом // Физиол. раст. Т. 22. Вып. 6. С. 1108—1112. (Совместно с И. А. Поповой, Т. Г. Масловой О. Я. Королевой).

On the double nature of the violaxanthin cycle. Тез. докл. XII Междунар. ботанического конгресса. Л.: Наука. С. 411. (Совместно с И. А. Поповой и О. Ф. Поповой).

1976. Действие анаэробиоза и некоторых метаболитов на реакции виолаксантинового цикла в листьях растений // Физиол. раст. Т. 23. Вып. 1. С. 31—35. (Совместно с М. А. Габром и Т. Г. Масловой).

1977. Исследование реакций виолаксантинового цикла на изолированных хлоропластах // Физиол. раст. Т. 24. Вып. 4. С. 710—717. (Совместно с Г. А. Корнюшенко и И. В. Евдокимовой).

1978. Влияние НАД·H_2 на превращения ксантофиллов в изолированных хлоропластах // Физиол. раст. Т. 25. Вып. 3. С. 510—517. (Совместно с И. В. Евдокимовой и Г. А. Корнюшенко).

Действие перекиси водорода на реакцию эпоксидации виолаксантинового цикла, заторможенную действием повышенной температуры // Физиол. раст. Т. 25. Вып. 2. С. 356—360. (Совместно с И. А. Поповой, Т. Г. Масловой и др.).

Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Бот. журн. Т. 63. № 11. С. 1586—1592. (Совместно с Т. Г. Масловой, О. Ф. Поповой и др.).

Торможение выделения кислорода в процессе фотосинтеза при нарушении виолаксантинового цикла // Физиол. раст. Т. 25. Вып. 1. С. 91—95. (Совместно с Т. Г. Масловой, М. И. Зеленским и др.).

1979. Влияние предварительного прогрева листьев на реакции виолаксантинового цикла, индуцируемые красным светом // Физиол. раст. Т. 26. Вып. 2. С. 239—244. (Совместно с Т. Г. Масловой, О. Ф. Поповой и И. А. Поповой).

Об особенностях световой реакции виолаксантинового цикла и выделения кислорода при фотосинтезе хлореллы // Тез. докл. IV Всесоюз. биохимического съезда. Т. 1. С. 269—270. (Совместно с М. И. Зеленским и Т. Г. Масловой).

1980. Влияние интенсивности света на быструю обратную реакцию виолаксантинового цикла // Физиол. раст. Т. 27. Вып. 1. С. 86—90. (Совместно с О. Я. Королевой).

1982. Изучение реакций виолаксантинового цикла в связи с выделением кислорода при фотосинтезе хлореллы // Физиол. раст. Т. 29. Вып. 4. С. 697—704. (Совместно с Т. Г. Масловой и М. И. Зеленским).

Т. Г. Маслова, И. А. Попова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 III 1993

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.331.2

Pollen and spores: patterns of diversification / Ed. by S. Blackmore, S. Barnes. Published for the Sistematics Association. Spec. Vol. 44. — Oxford: Clarendon Press, 1991. 387 p. Price $ 55. (Пыльца и споры: примеры разнообразия / Под ред. С. Блэкмора, С. Барнес. 1991)

V. V. UKRAINTSEVA. (*A REVIEW*). POLLEN AND SPORES: PATTERNS OF DIVERSIFICATION. 1991

В рецензируемый том включены в основном доклады, представленные на Международном симпозиуме «Pollen and spores: patterns of diversification», который состоялся в Линнеевском обществе Лондона и в Британском музее естественной истории 28—30 марта 1990 г. Это был уже третий международный симпозиум, организованный палинологами Линнеевского общества, и второй, организованный ими совместно с Ассоциацией систематиков.

На двух предшествующих симпозиумах «The evolutionary significance of the exine» (1974 г.) и «Pollen and spores: form and function» (1985 г.) были продемонстрированы «the exceptional opportunites afforded by pollen grains and spores for bringing together findings from studies of both recent and fossil material» (с. 1). Реализуя эти «исключительные возможности», авторы докладов Международного симпозиума 1990 г. сосредоточили внимание на примерах огромного разнообразия пыльцы и спор современных и ископаемых растений.

Всего в данный том включено 20 статей (докладов). К сожалению, нет возможности обсудить каждую из них, хотя все они, вне всякого сомнения, того заслуживают.

Во вступительной статье редакторов «Палинологическое разнообразие» дан краткий анализ подхода к палинологическому разнообразию в историческом прошлом и на современном этапе. Согласно S. Blackmore и S. Barnes, палинологические признаки, изучаемые изолированно, могут генерировать гипотезы гомологии и связи групп. Однако лишь только тогда, когда палинологические данные интегрированы с анализом большого числа других признаков, систематический потенциал палинологических данных может быть реализован полностью. Вот почему Blackmore и Barnes апеллируют к палинологам с призывом более широко использовать огромное количество имеющихся у них описательных данных в систематике и в биологии, так как, если палинологи сами не смогут интерпретировать свои данные, никто за них этого не сделает. Если же описательные данные, полученные палинологами, не используются в более широком систематическом смысле, палинология становится периферийной областью, лежащей вне магистральных путей биологии. Но так не должно быть, считают авторы. Это и было продемонстрировано на симпозиуме, посвященном примерам биологического разнообразия. В рецензируемом томе, в котором представлены доклады участников симпозиума и некоторых других ученых, также показано, что «palynology is an exciting area of fundamental science that produces results of great systematic value» (с. 6).

Следующие три статьи сборника посвящены различным аспектам спорогенеза и морфологии спор. Среди этих статей нельзя не отметить статью J. Gray, в которой приведена важнейшая информация о различных типах тетрад у современных и ископаемых мохообразных. В серии статей, посвященных изучению папоротникообразных, особо выделяется статья Margaret E. Collinson «Diversification of modern heterosporous *Pteridophytes*» (с. 119—150), где даны исключительно информативный обзор и анализ находок спор ископаемых разноспоровых плауновидных (*Isoëtales, Selaginellales*) и водных папоротников (*Marsileales, Salviniales*), иллюстрированные микрографиями высокого качества.

Серия статей о палинологии покрытосеменных открывается статьей W. Chaloner и A. Hemsley «Heterospory „cul-de-suc" or pathway to the seed?», в которой авторы приводят весомые доказательства происхождения семенных растений от групп, обладающих мегаспорией, представители которых адаптированы к процессам свободного рассеивания спор (с. 163—164), а не от групп, обладающих равноспоровостью.

В этой серии статей, несомненно, вызовет большой интерес работа E. Friis, P. Crane, K. Pedersen «Stamen diversity and in situ pollen of Cretaceous angiosperms» (с. 197—224). Недавно этими авторами были открыты и исследованы многочисленные остатки растений из нескольких меловых местонахождений района Потомак (Северная Америка); это — великолепно сохранившиеся цветки примитивных покрытосеменных. В тычинках найденных цветков и на поверхности их рылец сохранилась пыльца. Авторы проследили разнообразие цветков и их тычинок, а также продуцируемой ими пыльцы. Проблеме определения полярности у пыльцы посвятил статью (доклад) M. Zavada, целью свой работы он считает «not to discuss the relative merits of the various methods for determining character polarities, but to apply the most frequently used methods to determine the polarities of pollen characters in angiosperms and the various gymnosperm groups (sensu lato) that may have played a role in the origin of the angiosperms» (с. 245). Нет сомнения в том, что большой интерес вызовет статья Н. И. Габараевой «Pattern of development in primitive angiosperms pollen» (с. 257—268), где обсуждаются важнейшие аспекты онтогенеза спородермы у примитивных покрытосеменных (*Magnoliaceae, Annonaceae, Nymphaeaceae*) в связи с филогенией голосеменных и покрытосеменных растений.

Завершается рецензируемый том серией из трех статей, посвященных различным функциональным аспектам пыльцевых зерен, в частности структурным и функциональным изменениям интины пыльцевых зерен (J. Heslop-Harrison, Y. Heslop-Harrison), проблеме эволюции гамет (R. Knox, S. Ducker), оценке процессов и стратегии опыления у водных растений с использованием компьютерной техники (P. Cox, S. Cromar, T. Jarvis).

Указатели таксонов и специальных терминов позволяют легко ориентироваться в тех объектах, которые были предметом дискуссий на симпозиуме и, естественно, стали предметом содержания рецензируемого тома.

В заключение мне бы хотелось подчеркнуть, что редакторы Stephen Blackmore, Susan H. Barnes и издательство «Clarendon Press» (Oxford) сделали очень важное дело, опубликовав этот ценный том, который аналогично двум ранее опубликованным станет не только важным справочным пособием, но и ценным руководством, стимулирующим дальнейшие исследования в самых различных направлениях палинологии — науки, имеющей огромное общетеоретическое и прикладное значение.

В. В. Украинцева

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 II 1993

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 8.